

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 74

2

ФЕВРАЛЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1989

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев,
Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры М. К. Одинокова и Е. В. Шестакова

Сдано в набор 11.11.88. Подписано к печати 10.02.89. М-34028. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-отт. 12.84. Уч.-изд. л. 14.22. Тираж 2443. Тип. зак. 988. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.162

М. А. Вишнякова

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ
САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

M. A. VISHNYAKOVA. STRUCTURAL AND FUNCTIONAL PRINCIPLES OF SELF-INCOMPATIBILITY IN FLOWERING PLANTS

Обобщены современные представления о структурно-функциональных механизмах специфического взаимодействия пыльцевого зерна и пыльцевых трубок с пестиком у покрытосеменных. Показаны основные структурно-клеточные характеристики взаимодействующих элементов. Обсуждаются функции пестика, относящиеся к узнаванию и отторжению пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с несовместимым генотипом в двух генетически различных системах самонесовместимости: гаметофитной и спорофитной.

За последние 10—15 лет накопилось значительное число работ, касающихся структурных, биохимических и физиологических аспектов процесса взаимодействия пыльцы с пестиком. Это взаимодействие играет ключевую роль в процессе успешного оплодотворения, так как предполагает тонкую генетическую коадаптацию взаимодействующих элементов. Отсутствие такой коадаптации в случае самонесовместимости или отдаленной гибридизации выражается в нарушении взаимодействия пыльцы с пестиком. Задачей настоящего обзора является освещение современных представлений о структурных механизмах взаимодействия пыльцы и пестика при самонесовместимости. Мы должны оговориться, что в рамках данного обзора невозможно осветить проблему со всей полнотой ввиду ее сложности и большого числа работ, а также остановиться на современных представлениях о молекулярных механизмах этого явления. Существует несколько обзоров иностранных авторов, обобщающих различные аспекты данной проблемы. В качестве основных назовем работы J. Heslop-Harrison (1975a, 1976, 1978a, b, 1979b, 1982, 1983), K. Shivanna (1979), C. Dumas et al. (1984), R. Knox et al. (1986).

Самонесовместимость является важнейшим механизмом, предотвращающим близкородственное размножение у высших растений. При определении самонесовместимости необходимо учитывать нормальное функционирование генеративных органов растений и ограниченность реакции самонесовместимости событиями, происходящими до момента слияния гамет, т. е. прогамной фазой оплодотворения. В этом плане наиболее удачным нам кажется определение D. Nettancourt (1977), который называет самонесовместимостью неспособность фертильного гермафродитного растения продуцировать зиготы после самоопыления.

Самонесовместимость выражается в нарушении взаимодействия пыльцы и пыльцевых трубок с тканями пестика. Поэтому самонесовместимость можно рассматривать как невозможность нормального функционирования мужского гаметофита в специализированных тканях спорофита (Суриков, 1972). Это определение кажется нам наиболее удачным при анализе проблемы самонесовместимости с позиций структурных механизмов.

Самонесовместимость широко распространена в природе. Она найдена у 3000 видов цветковых растений, принадлежащих к 78 семействам (East, 1929; Pandey, 1960), в том числе у ряда культурных растений (Суриков, 1965).

Генетический фактор самонесовместимости обозначается символом S. В популяции самонесовместимых растений S-ген представлен серией множественных аллелей. Правилom является то, что пыльцевые трубки, несущие определенный аллель локуса S, ингибируются в пестиках растений, клетки которого содержат тот же аллель.

По морфологии различают гомоморфную самонесовместимость, когда все цветки самонесовместимой популяции имеют одинаковую морфологию, и гетероморфную, при которой действие механизма самонесовместимости усложняется различиями в морфологии цветка. Это могут быть ди- и тристилия (роды *Primula*, *Polygonum*, *Fagopyrum*), а также коррелятивный диморфизм размеров пыльцевых зерен и клеток рыльца (*Primula*) (Lewis, 1954; Nettancourt, 1977). Завязывание семян возможно только в случае переопыления растений разных морфологических типов.

По времени действия генов самонесовместимости и месту локализации их продуктов различают спорофитную и гаметофитную самонесовместимость.

При гаметофитном контроле самонесовместимости реакция пыльцы зависит только от ее собственного генотипа, в то время как спорофитная самонесовместимость определяется диплоидным ядром спорофита. Функционально это определяется тем, что в первом случае вещества самонесовместимости продуцируются протопластом микроспоры, во втором — поступают в пыльцевое зерно из материнских тканей спорофита. О механизме синтеза спорофитных продуктов самонесовместимости существуют два представления. К. Pandey (1960, 1970) считает, что S-ген активизируется до мейоза или, во всяком случае, до цитокинеза в микроспорах. Таким образом, все микроспоры содержат продукты, синтезированные под контролем обоих аллелей гена самонесовместимости. В гаметофитной же системе самонесовместимости, по мнению Pandey, активация S-гена постмейотическая, т. е. в каждой микроспоре содержится продукт, синтез которого контролируется тем аллелем этого гена, который несет данная микроспора.

Сторонники другого представления (J. Hellsop-Harrison et al., 1973, 1974) считают, что продукты гена самонесовместимости в спорофитной системе синтезируются тапетумом пыльника и впоследствии откладываются в экзине при дезинтеграции тапетальной ткани. Состоятельность этой гипотезы доказана Н. Dickinson и D. Lewis (1973), которые продемонстрировали, что экстракты тапетума на поверхности рыльца представителя рода *Raphanus* вызывают реакцию отторжения в отсутствие микроспороцитов или пыльцевых зерен.

Морфологическим выражением самонесовместимости является тот факт, что собственная пыльца на рыльце не прорастает, рост пыльцевых трубок в тканях столбика или завязи тормозится, слияние гамет не происходит. В основе этих нарушений лежит реакция узнавания и отторжения пыльцы с тем же генотипом, что и у яйцеклетки. Отчуждение «своего» при самонесовместимости подобно отторжению элементов чужих генотипов в иммунных системах позвоночных (East, 1929). Однако в противоположность поведению иммунных систем реагирующие с пыльцой ткани пестика препрограммированы для идентификации и отторжения клеток, продуцируемых тем же растением и тем же генотипом.

Пыльцевое зерно в системе самонесовместимости

Ведущую роль в реакции узнавания со стороны пыльцевого зерна отводят веществам, заключенным в его оболочке. Одной из пионерных работ, показавших, что оболочка пыльцевого зерна является физиологически активной струк-

турой, была работа Н. Цингер и Т. Петровской-Барановой (1961), показавших локализацию в оболочке пыльцевого зерна большого количества ферментов.

К настоящему времени доказано, что при спорофитной системе самонесовместимости вещества, ответственные за узнавание, откладываются в полостях экзины, поступая сюда на завершающих стадиях развития пыльцевого зерна из тапетума. При гаметофитной системе самонесовместимости эти факторы продуцируются протопластом микроспоры и поступают в интину, которая сама является продуктом гаплоидной микроспоры. Таким образом, оболочка пыльцевого зерна состоит из двух сфер, различимых не только морфологически и онтогенетически, но и по той роли, которую они играют в системе самонесовместимости.

Экзина — наружное, устойчивое ко многим химическим и бактериальным воздействиям покрытие спор и пыльцевых зерен сосудистых растений. Вещество экзины — спорополленин — полимер или сополимер каротиноидов или каротиноидных эфиров (Brooks, Shaw, 1968). В экзине всегда различают два слоя: наружный скульптурированный — сэкзина и внутренний нескульптурированный — нэкзина. У многих покрытосеменных на поздних стадиях развития пыльцевых зерен в сэкзине откладываются вещества, поступающие из тапетума (Dickinson, Lewis, 1973; J. Heslop-Harrison et al., 1973, 1974; Knox et al., 1975; J. Heslop-Harrison, 1975a, b; Stevens, Murray, 1981). Исключение предполагается для растений с нескульптурированной экзиной. Такая экзина характерна для ряда семейств однодольных и некоторых представителей двудольных растений, ведущих паразитический или сапрофитный образ жизни (Nilsson, Skvarla, 1969), или тех, чья пыльца разносится водой.

Механизм передачи тапетальных материалов на поверхность пыльцевого зерна пока является предметом обсуждения. В результате этой передачи происходит включение в экзину тапетальных белков и липидов. Белки обычно включаются в полости экзины первыми, липиды накладываются, формируя наружный слой. Ни одно из электронно-микроскопических исследований, однако, не дает доказательства массовой передачи тапетальных белков в камеры экзины. В зрелом пыльцевом зерне эти камеры, как правило, выглядят пустыми или в большинстве своем содержат слабо определяемые тяжи фибриллярного материала (J. Heslop-Harrison, 1979a). Локализацию белков в экзине можно показать путем быстрой обработки сухих ее фрагментов, полученных механическим срезанием. Медленная обработка в жидкостях в данном случае неприемлема, так как происходит вымывание белков.

Большая гетерогенность и таксономическое разнообразие спорофитной экзинной фракции белков показаны на ряде растений. На крупных пыльцевых зернах *Agrostemma githago* (Caryophyllaceae) продемонстрировано наличие в экзине гликопротеидов и белков, в частности, неспецифических эстераз (J. Heslop-Harrison, 1975). У *Cosmos bipinnatus* электрофоретическая разгонка диффузатов экзины выявила 14 низкомолекулярных компонентов, два из которых, по-видимому, гликопротеиды (Howlett et al., 1975; Knox et al., 1975). Среди антигенов, выделенных из оболочки пыльцевого зерна, антиген Е — один из главных аллергенов пыльцы *Ambrosia*, фактор, вызывающий сенную лихорадку у человека (Knox, Heslop-Harrison, 1971b; Howlett et al., 1973).

Кроме белков и липидов в полостях экзины откладываются углеводы и пигменты (Кнох, 1984). Из ферментов в экзине присутствуют главным образом дегидрогеназы.

Липидный слой, находящийся на экзине, как правило, окрашен в желто-оранжевый цвет благодаря наличию в нем каротиноидов. Этот материал, носящий название Pollenkitt (гомогенная липидная фракция) или трифины (гетерогенная смесь липидов с остатками цитоплазмы) (Dickinson, Lewis, 1973), служит для защиты пыльцы от солнечной радиации, для лучшего прикрепления к насекомому-опылителю, для привлечения насекомых и т. п. (J. Heslop-

Harrison, 1968). Удаление липидного покрытия с поверхности пыльцы не влияет на ее прорастание (Shivanna, 1979).

Интина в отличие от экзины не скульптурирована. Она состоит из нейтральных и кислых полисахаридов и по своему составу сходна с первичной оболочкой соматических клеток покрытосеменных (Sitte, 1953; Knox, 1984). Развитие интины осуществляется после освобождения микроспор из тетрад путем активного функционирования аппарата Гольджи в периферическом слое цитоплазмы микроспоры. После отложения тонкого слоя пектоцеллюлозного материала начинается включение в него белкового компонента (Knox, Heslop-Harrison, 1970; Knox, 1973). Механизм включения белков в интину сравнивают с поступлением ферментных белков в стенки клеток пищеварительных железок насекомоядных растений (Y. Heslop-Harrison, 1975). R. Knox и J. Heslop-Harrison (1969, 1970) констатировали наличие в интине белков у изученных ими растений более чем 70 семейств.

У однодольных интинные включения возникают как микроворсинкоподобные выросты плазмалеммы, которые заключаются в полисахарид интины и впоследствии отрываются от плазматической мембраны (Y. Heslop-Harrison, 1975, 1977; J. Heslop-Harrison, 1979a), а их белковое содержимое остается свободным в полисахаридном матриксе.

Другой механизм включения белков в интину предполагает поступление в нее дискретных белковых соединений в процессе ее формирования (Knox, Heslop-Harrison, 1971b; Knox, 1971).

Наличие белков в интине легко демонстрируется даже светооптической микроскопией с помощью цитохимических тестов (Цингер, Петровская-Баранова, 1961; Knox, Heslop-Harrison, 1970). В частности, показана локализация в интине кислых гидролаз, включая фосфатазы, рибонуклеазы, протеазы, амилазы, неспецифические эстеразы. В интине присутствуют также неэнзиматические белки (Knox, Heslop-Harrison, 1970; Knox, 1971). Кроме того, цитохимические и иммунохимические тесты установили наличие в интине гликопротеидов и антигенов, в частности, аллергена Е (Knox, Heslop-Harrison, 1970; Howlett et al., 1973).

Таким образом, к созреванию пыльцевого зерна его оболочка содержит гетерогенные фракции, полученные как от спорофита, так и от гаметофита. Роль этих фракций в прорастании пыльцевого зерна и его взаимодействии с пестиком будет обсуждена ниже.

Пока же необходимо отметить, что к моменту высыпания из пыльника пыльцевые зерна большинства растений сильно дегидратированы. Пыльца злаков, например, теряет 25—66 % своего водного содержимого (J. Heslop-Harrison, 1979a, b, 1982). При ультраструктурном исследовании пыльцевых зерен в этот период даже после специального контрастирования не удается обнаружить структурной идентичности мембран (J. Heslop-Harrison, 1979a). Полагают, что мембраны пыльцевого зерна в это время дезорганизованы. Об этом свидетельствует и поглощение флуоресцеина диацетата вегетативной клеткой пыльцевого зерна (Shivanna, Heslop-Harrison, 1981). При гидратации пыльцевого зерна происходит восстановление мембран. У ржи, например, эта реорганизация может осуществляться за 2 мин (J. Heslop-Harrison, 1979a). Состояние дегидратированного пыльцевого зерна сравнивают с состоянием сухих семян. Известно, что в покоящихся семенах клеточные мембраны также не существуют как стойкий липидный бислой, но восстанавливают свою структуру при увлажнении семени (Simon, 1974).

Роль рыльца в реакции самонесовместимости

Гидратация пыльцевого зерна происходит при попадании его на рыльце, где при условии генетической коадаптации оно прорастает, пыльцевая трубка начинает свой рост в пестике (в его проводниковом тракте).

Рыльце — часть пестика, воспринимающая пыльцу. Функционально воспринимающая поверхность рыльца должна обладать несколькими особенностями: воспринимать пыльцу, обеспечивать возможность ее гидратации и других условий для прорастания, способствовать вхождению трубки в проводниковую ткань столбика. Важнейшей функцией рыльца является узнавание пыльцы, обеспечивающее межвидовую и межродовую несовместимость, а также самонесовместимость (Y. Heslop-Harrison, 1981). Считают также, что структурные особенности рыльца могут быть детерминантой автофертильности у растений в родах, где отсутствует самонесовместимость (J. Heslop-Harrison, 1983; Lord, Heslop-Harrison, 1984).

Существует большое разнообразие в строении рылец, которое позволяет использовать признаки их морфологии в целях систематики. Y. Heslop-Harrison и K. Shivanna (1977) дали систематические характеристики рылец растений, принадлежащих более чем к 1000 видов из 900 родов 250 семейств, и выделили несколько категорий на основании особенностей их строения. Не вдаваясь в подробности существующих классификаций типов рылец, отметим, что наиболее важным для обсуждаемого нами вопроса является деление всех категорий рылец на две большие группы по секреторной активности их рецептивной поверхности: сухие и влажные рыльца.

Влажные рыльца образуют на своей поверхности секрет («секреторную слизь» по Г. Линкенсу, 1978) к моменту восприятия пыльцы. Количество секрета может быть различным даже в пределах одного семейства. Так, в сем. *Fabaceae* у видов рода *Vigna* секрет очень обильный, а у *Crotalaria juncea* он представлен отдельными каплями, расположенными между сосочками рыльца (Ghosh, Shivanna, 1982). Секрет рыльца может быть настолько обильным, что стекает по столбику, как это наблюдается у *Crinum defixum* (*Amaryllidaceae*) (Shivanna, Sastri, 1981).

Цитохимические исследования секрета рыльца показали, что основным его компонентом являются липиды. Например, секрет рыльца *Petunia hybrida* содержит 80 % жира и других жироподобных веществ (Konar, Linskens, 1966). Показано (Kroh, 1967), что липиды выделяются на поверхность рыльца путем гранулокриновой секреции. Они секретируются в эндоплазматическом ретикулуме (ЭР) клеток рыльца и в виде капель выталкиваются из протопласта. Аккумуляция их происходит в межклеточных пространствах, а после повреждения кутикулы рыльца они сливаются в виде секрета, покрывая его. Межклетники, содержащие секрет, могут увеличиваться, сливаться между собой, образуя подобие секреторных полостей, как это происходит, например, у некоторых бобовых (Ghosh, Shivanna, 1982; Вишнякова, 1986).

Обязательным компонентом секрета рыльца являются белки, и в нем всегда демонстрируется эстеразная активность, возрастающая по мере созревания рыльца (Ghosh, Shivanna, 1982). Некоторые авторы связывают ее наличие с рецептивной активностью рыльца (Kenrick, Knox, 1981). Поверхностным белкам рыльца отводят решающую роль в прорастании пыльцы, вхождении пыльцевой трубки в рыльце и, возможно, в реакции самонесовместимости (Shivanna, Sastri, 1981).

В секрете рыльца установлены также некоторые аминокислоты, в частности, на рыльце *Phaseolus vulgaris* найдены тирозин, пролин, аланин, цистеин (Lord, Webster, 1979). Вязкость секрету придают сахара, фенольные компоненты, мукополисахариды.

Считают, что функция секрета рыльца состоит в защите его от высыхания (в связи с чем в ряде работ его называют «жидкой кутикулой»), в улавливании пыльцевых зерен и закреплении их на рыльце, в создании условий для прорастания пыльцы (Линскенс, 1978). На примере *Lilium longiflorum* с помощью меченых атомов показано, что секрет рыльца играет большую питательную роль для роста пыльцевых трубок и утилизируется ими главным образом для био-

синтеза пектиновых веществ оболочки трубки (Kroh, Helsper, 1974). Участие компонентов секрета рыльца в реакции узнавания пока не доказано.

Влажные рыльца характерны для ряда семейств с гаметофитным типом самонесовместимости: *Fabaceae*, *Liliaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae*.

Особое внимание следует уделить кутикулярному покрытию влажных рылец. У некоторых видов растений оно отсутствует. Например, у австралийских видов акации кутикула на рыльце не отмечена (Kenrick, Кнох, 1981). У *Annona squamosa* (сем. *Annonaceae*) кутикула располагается над секретом рыльца и растворяется ко времени цветения. У ряда растений рыльце покрыто гидратированной белковой пленкой, за которой в литературе утвердилось название «пелликула» (Mattsson et al., 1974). Эта тонкая пленка видна только в электронном микроскопе, но, несмотря на это, имеет сложный белковый состав и обнаруживает эстеразную активность. Она описана на поверхности влажных рылец у ряда видов растений. Например, у петунии на ранних стадиях развития рыльце покрыто только пелликулой, позднее вдоль пелликулы становится различима кутикула (Shivanna, Sastri, 1981). Перед созреванием происходит разрыв этих поверхностных слоев, и секрет освобождается, вынося обрывки пелликулы на поверхность. Эстеразная активность, обнаруженная ранее в пелликуле, после разрыва присутствует в ее остатках. Аналогичное пелликулярно-кутикулярное покрытие рыльца описано для *Nicotiana tabacum* (Shivanna, Sastri, 1981).

У бобовых кутикуле отводят важную роль в процессе опыления. Еще в начале века было отмечено, что прорастание пыльца у бобовых возможно только после триппингования — механического раскрытия цветка в результате посещения его насекомым (Jost, 1907). При этом рыльце ударяется о парус, происходит разрыв кутикулы и освобождение секрета рыльца из субкутикулярной полости. При неповрежденной кутикуле рыльце невосприимчиво к пыльце. L. Jost предположил, что это эффективное приспособление препятствует самоопылению. Современные тонкие исследования подтвердили это предположение, продемонстрировав необходимость разрыва кутикулы как условия для восприимчивости рыльца у ряда бобовых: клевера, люцерны (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1983; Вишнякова, 1986).

Сухие рыльца более характерны для растений со спорофитным типом самонесовместимости (семейства *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Malvaceae*), однако могут встречаться у растений с гаметофитной самонесовместимостью (сем. *Roaceae*). Главной особенностью сухих рылец является отсутствие на них секрета и обязательное наличие пелликулы. Как отмечалось выше, пелликула обнаруживается только с помощью электронного микроскопа, удаляется проназой и выявляется по интенсивной неспецифической эстеразной активности. Этими тестами пелликула установлена у представителей 80 семейств (Mattsson et al., 1974; J. Heslop-Harrison, 1975a).

Пелликула образует непрерывный слой над кутикулой рыльца. Структура кутикулы у сухих рылец разнообразна (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1982b). У крестоцветных, например, кутикулу образуют радиально расположенные столбики с промежутками между ними. Эта структура позволяет воде проходить в пелликулу из протопласта сосочка рыльца при условии его тургорного состояния (Mattsson et al., 1974). При увядании сосочка кутикулярные столбики сближаются, доступ воды к пелликуле прекращается. В сем. *Iridaceae* строение кутикулы еще более сложное, она имеет камерную структуру.

Однако известны примеры, где кутикула рыльца является непрерывной, а физиологически важные рыльцевые материалы имеют субкутикулярную локализацию. Это, в частности, показано J. Randal (1982) для гладиолуса (сем. *Iridaceae*). Автор полагает, что материалы рыльца легко извлекаются из субкутикулярных районов при взаимодействии с ним пыльцевого зерна путем типичной для растений кутикулярной транспирации. Подобные примеры допускают наличие у кутикулы рыльца наряду со своеобразием строения особен-

ного биохимического состава, так как известно, что даже кутикула разных участков одного и того же растения химически разнородна.

Судя по поверхностной эстеразной активности, формирование пелликулы начинается еще в бутоне. Электронно-микроскопическое исследование рыльца *Silene vulgaris* (сем. *Caryophyllaceae*) продемонстрировало, что белки синтезируются в кортикальном слое цитоплазмы сосочка, диффундируют через пектоцеллюлозную часть оболочки, через промежутки между кутикулярными столбиками и формируют пелликулу (J. Heslop-Harrison et al., 1975a).

Несмотря на незначительную толщину (в сем. *Roaceae*, например, 10—20 нм), пелликула имеет сложный белковый состав. У ржи в ней найдены 24 белковых компонента (Knox et al., 1975), у *Pennisetum glaucum* — около 30, причем 3 из них обнаруживают эстеразную активность, 4 идентифицированы как гликопротеиды (J. Heslop-Harrison, 1982).

Пелликуле отводят важную роль в гидратировании пыльцевых зерен. Кроме того, считают, что она задействована в активации кутиназ или кутиназных предшественников пыльцевых трубок. Пыльцевые трубки не могут проникать в ткани рыльца «сухого» типа, не преодолев кутикулу. Рядом экспериментов показано, что появившаяся пыльцевая трубка не несет активной кутиназы, так как итинные эксудаты сами по себе не способны растворять кутикулу (Y. Heslop-Harrison, 1977). То, что активация кутиназ или их предшественников вызывается поверхностными веществами рыльца, а именно пелликулой, убедительно доказывается экспериментами с растворением или связыванием ее белков соответствующими реагентами. Так, при энзиматическом удалении пелликулы пыльцевые трубки не проникали через кутикулу у ирисовых и гвоздичных (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1975; Y. Heslop-Harrison, 1977). Сходный эффект достигался при связывании пелликулы у *Gladiolus gandavensis* лектинами, в частности конканавалином А, который взаимодействует с гликопротеидами. При этом совместимые пыльцевые зерна прорастали и образовывали длинные пыльцевые трубки, которые не проникали через кутикулу (Knox et al., 1976).

И наконец, пелликуле приписывают ведущую роль в узнавании пыльцы, т. е. в системе самонесовместимости. Ряд биохимических работ, проведенных на представителях рода *Raphanus*, продемонстрировал наличие в ней S-специфических антигенов (Nasrallah, Wallace, 1967; Nasrallah et al., 1972). Эти антигены секретируются папиллами рыльца и поступают на его поверхность. При энзиматическом удалении пелликулы у представителей рода *Raphanus* значительно увеличивалось количество проросших пыльцевых зерен с несовместимым генотипом, реакция самонесовместимости на рыльце при этом ослабевала, однако пыльцевые трубки не проникали через кутикулу (Dickinson, Lewis, 1975). Этот опыт свидетельствует о том, что наряду с активацией кутиназ пыльцы пелликула несет вещества узнавания со стороны пестика и ее удаление нарушает цепь событий, которая обычно ведет к реакции отторжения в самонесовместимых комбинациях.

Структура проводниковой ткани столбика

Следующим этапом проводникового тракта пестика является столбик. Как и рыльца, столбики делятся на две большие группы: сплошные (закрытые) и полые (открытые). Полые столбики обладают каналом; для сплошных характерны один или несколько тяжей проводниковой ткани, погруженных в основную ткань столбика или связанных с проводящими пучками (Эзау, 1980).

Проводниковая ткань сплошных столбиков может быть представлена толстостенными клетками без межклетников. Их слоистая оболочка богата пектиновыми веществами, и растущая пыльцевая трубка проходит по одному из этих слоев, как, например, у хлопчатника (Jensen, Fisher, 1969). У других видов,

имеющих сплошные столбики, проводниковая ткань состоит из клеток, окруженных межклеточным слизистым веществом пектиновой природы. Это вещество появляется в межклетниках в результате нарушения первоначального контакта между клетками, которое осуществляется путем растворения срединной пластинки (Sassen, 1974). Кроме пектиновых веществ в межклеточном материале найдены низкомолекулярные углеводы, пероксидаза и кислая фосфатаза (Kenrick, Кнох, 1981). Клетки проводниковой ткани столбика обычно являются активно фотосинтезирующими клетками, содержат много митохондрий и профилей ЭР, полисомы и амилопласты (Jensen, Fisher, 1969; Bell, Hicks, 1976; Kenrick, Кнох, 1981). У *Lycopersicon peruvianum* наряду с перечисленными органеллами в клетках проводниковой ткани отмечено множество диктиосом и везикул, а также лomasомы (Cresti et al., 1976). В столбиках представителей сем. *Prunoideae* и *Pomoideae* в момент цветения отмечена интенсивная активность диктиосом в цитоплазме клеток проводниковой ткани (J. Neslop-Harrison, 1976). По мнению автора, эта активность связана с выделением в межклеточные пространства мукополисахаридов.

Таким образом, клетки проводниковой ткани сплошных столбиков являются высоко метаболически активными, а межклеточные вещества представляют собой продукты их синтеза. Наличие плазмодесм между клетками проводниковой ткани свидетельствует о коммуникации между ними (Sassen, 1974; Bell, Hicks, 1976; Cresti et al., 1976).

Имеются немногочисленные данные, что вокруг клеток проводниковой ткани в сплошных столбиках откладывается каллоза. Это явление описано для клеток столбиков *Rubus idaeus* (Орел, Мочалова, 1983) и представителей рода *Persea* (Sedgley, 1977). Авторы полагают, что каллоза может играть роль в реакции ингибирования роста пыльцевых трубок в столбике при самонесовместимости.

В открытых столбиках пыльцевые трубки растут по поверхности клеток, выстилающих канал и называемых канальцевыми или стигматоидными клетками. Эти клетки, как правило, имеют ярко выраженную секреторную природу. К наиболее детально изученным относятся канальцевые клетки лилии (Васильев, 1970; Rosen, Thomas, 1970; Dashek et al., 1974). Эти клетки имеют плотную цитоплазму, богаты органеллами, содержат множество парамуральных телец. Внутренние, обращенные в полость канала стенки этих клеток имеют многочисленные выросты оболочки внутрь клетки, так называемый «лабиринт оболочки» — структуру, характерную для передаточных клеток. Аналогичная структура описана для канальцевых клеток люцерны (Johnston et al., 1974; Вишнякова, 1986).

Однако морфология стигматоидных клеток может быть различной даже у представителей одного семейства. Так, у представителей сем. *Fabaceae* наряду с «лабиринтом оболочки» внутренняя стенка канальцевых клеток может иметь и другие особенности. В частности, у *Vigna unguiculata* она просто утолщена, у *V. radiata* — желатинизирована, а у видов рода *Crotalaria* она отсутствует вообще (Ghosh, Shivanna, 1982).

Деление столбиков на две категории не исключает сочетания у ряда растений проводниковой ткани и канала. Такие столбики называются полузакрытыми. Мы наблюдали наличие канала, окруженного несколькими рядами канальцевых клеток в пестике яблони, в верхней части его столбика. К основанию столбика канал суживается, а в пестичной колонке, представленной 5 сросшимися основаниями столбиков, отсутствует вообще. Здесь пыльцевые трубки растут по межклеточным пространствам проводниковой ткани (Суриков, Вишнякова, 1987). В сем. *Fabaceae*, как отмечено выше, столбик имеет канал, выстланный секреторными клетками. Однако у разных представителей этого семейства канал начинается в столбике на разном удалении от рыльца, т. е. не продолжается непосредственно в рыльце. Между рыльцем и каналом имеется участок проводниковой ткани, характерный для сплошных столбиков, где пыльцевые трубки

растут по межклеточным пространствам (Ghosh, Shivanna, 1982; Вишнякова, 1986). Эту переходную зону называют «шейкой» проводниковой ткани (Herrero, Dickinson, 1979).

Водная среда, заполняющая канал, содержит продукты секреции канальцевых клеток и формирует среду для роста пыльцевых трубок аналогично той, что содержат межклетники проводниковой ткани в сплошных столбиках. Биохимические исследования показали, что состав этих сред у двух типов столбиков очень схож (Labarca et al., 1970), и поэтому функциональное различие между полыми и сплошными столбиками не так велико (Sassen, 1974).

Однако можно, по-видимому, говорить о значительной степени независимости между секреторными системами рыльца и столбика. В частности, в столбике клевера обнаружен гликопротеид, отсутствующий в рыльце (Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1982). Поскольку ингибирование роста пыльцевых трубок при самоопылении клевера происходит в столбике, авторы сделали предположение о возможной роли этого гликопротеида в реакции отторжения самонесовместимых пыльцевых трубок.

Взаимодействие пыльцевого зерна с рыльцем

При попадании дегидратированного пыльцевого зерна на воспринимающую поверхность рыльца и контакте его покровов с поверхностными веществами рыльца гидрофильная трифина или липофильный Pollenkitt приводят к прилипанию пыльцы (Went, Willemsse, 1984).

Прилипание пыльцы к рыльцу сопряжено с ее гидратацией — быстрым поглощением воды из рыльца. Это сложный гидродинамический процесс, тонкие механизмы которого детально показаны J. Heslop-Harrison (1979a) для ржи. Поглощение воды дегидратированным пыльцевым зерном осуществляется как через поры в его оболочке, так и через каналы экзины, т. е. его ориентация на рыльце безразлична для скорости его гидратации. Пыльцевое зерно набирает воду до момента, пока его водный потенциал не сравняется с водным потенциалом рыльца. В случае нормальной жизнеспособности рыльца поглощение воды происходит очень быстро, и пыльцевое зерно может увеличить свой объем на 50 % в первые 5—10 мин (J. Heslop-Harrison et al., 1974). У злаков пыльцевое зерно начинает меняться уже через 30 сек.

После выравнивания водных потенциалов пыльцы и рыльца начинается отток воды из пыльцевого зерна, что очень важно для освобождения продуктов из его оболочки. Этот тип водного транспорта не находится в соответствии с нормальным мембранным транспортом или водной диффузией и может быть объяснен только специфическим состоянием мембран обезвоженного пыльцевого зерна, о котором говорилось выше. J. Heslop-Harrison (1979a) объясняет гидратацию пыльцевого зерна как последовательное восстановление его мембран.

Во время оттока (обратной эмиссии) жидкости из пыльцевого зерна происходит освобождение из его оболочки сначала продуктов спорофитной фракции экзины, затем на рыльце освобождается гаметофитная интинная фракция. Этот процесс происходит очень быстро. Так, например, у *Alopecurus* спорофитные фракции освобождаются из экзины через 30 сек, гаметофитные изливаются на рыльце через 2—3 мин после контакта пыльцевого зерна с рыльцем (Watanabe, 1955). У представителей сем. *Brassicaceae* эти интервалы равняются соответственно 30 сек и 5 мин (J. Heslop-Harrison, 1975a). Именно во время эмиссии становится возможным экспериментальное разделение экзинной и интинной белковых фракций. Белки обеих сфер оболочки пыльцевого зерна вступают во взаимодействие с белками рецептивной поверхности рыльца. С помощью люминесцентной метки показано, что белки гаметофитной фракции проникают в клетки рыльца (Vithanage, Heslop-Harrison, 1979).

Некоторые белки, освобождающиеся из оболочки пыльцевого зерна, могут быть вовлечены в иммунологические реакции. Эти типы белков—антигены рассматривают как задействованные в узнавании (Кнох, 1973; Knox et al., 1975). В систему узнавания обычно вовлечены некоторые комплексные продукты, по-видимому, полипептиды или мембранные компоненты — липопротеиды (Went, Willemse, 1984). Стадия узнавания необходима для принятия и прорастания пыльцы. Только после узнавания осуществляется активация ферментных систем, необходимых для прорастания пыльцевого зерна.

Верхушка пыльцевой трубки сначала появляется как выпячивание интины через проростковую пору. В это время оболочка пыльцевой трубки ШИК-положительная, каллозы в ней нет (J. Heslop-Harrison, 1979a). Появляющаяся верхушка пыльцевой трубки освобождает на рыльце ферменты, в частности кислые гидролазы и трансферазы (J. Heslop-Harrison, 1982). Источником этого запаса ферментов является поровая интина.

В совместимых вариантах опыления появляющаяся пыльцевая трубка растворяет кутикулу рыльца в зоне соприкосновения. Это свидетельствует о наличии в кончике трубки кутиназной активности. Однако интинные диффузаты не растворяют какие-либо другие кутикулы кроме кутикулы рыльца (J. Heslop-Harrison, 1975b). С другой стороны, опыты по удалению пелликулы мягкой обработкой проназой, не затрагивающей протопластов сосочков рыльца, показали, что пыльцевые трубки не входят в рыльце как в самонесовместимых, так и в совместимых комбинациях скрещиваний. Это свидетельствует о том, что кутиназа находится в верхушке пыльцевой трубки либо в неактивном состоянии, либо в виде предшественников. Ее активация может происходить только на рыльце, и факторы активации у сухих рылец, как указывалось выше, находятся в пелликуле.

Однако в случае самонесовместимости растворение кутикулы не происходит и, следовательно, не происходит проникновения пыльцевой трубки в рыльце. При этом в спорофитных системах самонесовместимости в семействах *Asteraceae* и *Brassicaceae* может быть видно очень быстрое фенотипическое проявление реакции отторжения пыльцы: отложение в сосочках рыльца каллозы. Она появляется в виде линзообразного тела между плазмалеммой и оболочкой сосочка и может служить своеобразной меткой на самонесовместимость. Это явление отмечено при нанесении на рыльце самонесовместимой пыльцы у *Cosmos bipinnatus* (Knox, 1973), у *Helianthus annuus* (Vithanage, Knox, 1977) (сем. *Asteraceae*); у *Raphanus* (Dickinson, Lewis, 1973), *Brassica* (Kerhoas et al., 1983) и *Iberis* (сем. *Brassicaceae*) каллозную реакцию рыльца удавалось вызвать помещением на него агарозной пленки с диффузатами из самонесовместимой пыльцы (J. Heslop-Harrison et al., 1974).

Рост пыльцевых трубок в тканях пестика

После вхождения пыльцевой трубки в рыльцевую ткань или в канал столбика она некоторое время растет автотрофно, т. е. за счет резервов и воды самого пыльцевого зерна. Для ржи показано, что за счет собственного водного содержимого пыльцевая трубка может вырасти только на 0.5 мм, дальнейший ее рост зависит от притока воды извне (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1981). Исчерпав собственные ресурсы, пыльцевая трубка переходит на гетеротрофное питание. Путем ультраструктурных, цитохимических и автордиографических исследований показано, что метаболиты и вода поступают в пыльцевую трубку из клеток проводниковой ткани (Rosen, 1971; Loewus, Labarca, 1973; Kroh, Helsper, 1974, и др.). Путь прохождения пыльцевой трубки в пестике очень часто отмечен изменениями структуры клеток, в контакте с которыми прошла трубка. Зачастую эти клетки некротизируются. У ржи прохождения одной

пыльцевой трубки через вторичное разветвление рыльца достаточно для того, чтобы вызвать некроз всех прилежащих клеток (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1981). Картина исчезновения крахмала из клеток проводниковой ткани при прохождении пыльцевых трубок общеизвестна. Свободные сахара, образующиеся при гидролизе крахмала, необходимы для биосинтеза оболочки пыльцевой трубки и ее дыхания. В самонесовместимых скрещиваниях процессы поставки метаболитов клетками столбика блокируются (Went, Willemse, 1984).

Как уже было отмечено, блокирование роста пыльцевых трубок при самонесовместимом опылении может осуществляться на рыльце, в его тканях, в столбике и в немногочисленных случаях в завязи. Проявление реакции самонесовместимости на рыльце более типично для спорофитной системы. Это причинно связано с более быстрым выделением спорофитных продуктов узнавания из экины пыльцевого зерна и соответственно более быстрой реакцией между ними и факторами рыльца.

В гаметофитной системе самонесовместимости нет мгновенного «диалога» между взаимодействующими сторонами, как это наблюдается в спорофитной. Во-первых, это следует связывать с местом локализации гаметофитных веществ — в интине и впоследствии в оболочке, на оболочке или в кончике растущей пыльцевой трубки. Каждая пыльцевая трубка ведет себя в соответствии с собственным генотипом, и специфический контроль, таким образом, проявляется в каждой отдельной трубке (J. Heslop-Harrison, 1976). Во-вторых, здесь нет взаимодействия пыльцевого зерна с твердой поверхностью, сравнимой с пелликулой. Секрет рыльца, присущий почти всем растениям с гаметофитной самонесовместимостью, по-видимому, не является сайтом узнавания в отличие от пелликулы. Есть основания полагать, что он служит в основном для снабжения пыльцевых трубок метаболитами и наиболее важным здесь является взаимодействие каждой отдельной трубки и клетки канала или проводниковой ткани (J. Heslop-Harrison, 1975a).

Так, у представителей рода *Lilium* в опытах с привитыми рыльцами было показано, что рыльце не играет роли в узнавании. Если обработать пестик перед опылением в течение 5 мин водой, нагретой до 50 °C, самонесовместимость преодолевается. Аналогичная обработка только рылец к такому эффекту не приводит (Fett et al., 1976). Однако на *Prunus avium* показан результат совершенно противоположный. Удаление рыльца преодолеvalo самонесовместимость, которая обычно выражалась в ингибировании роста пыльцевых трубок в столбике через 24 ч после самоопыления (Raff, Knox, 1977).

Структурно-клеточным свидетельством в пользу того, что в гаметофитных системах самонесовместимости взаимодействие осуществляется между пыльцевыми трубками и проводниковой тканью столбика, является исследование Л. И. Орел и О. В. Мочаловой (1983), которые установили, что вдоль клеток проводниковой ткани столбика в пестике малины откладывается каллоза. Авторы полагают, что каллоза клеток столбика и пыльцевых трубок является поверхностью, на которой могут находиться вещества самонесовместимости. Альтернативным этому является предположение С. Дюма и Р. Кнох (1983) о том, что S-ген специфичные продукты находятся только в кончике пыльцевой трубки, содержащем функциональную цитоплазму и свободном от каллозной оболочки. Однако оба эти мнения не находятся в противоречии с положением, что в гаметофитной системе самонесовместимости взаимодействие осуществляется между каждой отдельной пыльцевой трубкой и клетками проводниковой ткани.

Иммунохимические исследования пыльцы и пестика у петунии (Ковалева, 1983) установили, что специфический для самонесовместимого клона белок (вероятно, продукт S-гена) функционирует только в столбике, т. е. в тех тканях, в которых наблюдается реакция торможения несовместимых пыльцевых трубок при самоопылении. Выше упоминалось о гликопротеиде, имеющемся только в столбике, который является местом ингибирования пыльцевых трубок при

самоопылении у клевера (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison, 1982a; Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1982).

Еще одним аргументом в пользу предположения о том, что сайты узнавания у растений с гаметофитной самонесовместимостью находятся в столбике, является отсутствие четкой локализации ингибирования пыльцевых трубок в определенном районе столбика у многих растений с этим типом самонесовместимости. Например, у гладиолуса (сем. *Iridaceae*) найдены два района торможения пыльцевых трубок в столбике (Knox et al., 1976), у *Crocus* (сем. *Iridaceae*) — три (Y. Heslop-Harrison, 1977), несколько районов торможения отмечено у клевера (Silow, 1931) и люцерны (Вишнякова, 1986). Для яблони показана зависимость длительности взаимодействия пыльцевых трубок с пестиком при самонесовместимом опылении от генотипа сорта и от длины столбика (Суриков, Вишнякова, 1987).

Злаки, обладающие гаметофитной самонесовместимостью, тем не менее характеризуются проявлением реакции самонесовместимости главным образом на рыльце. Однако в настоящее время показано, что интенсивность этой реакции у видов сем. *Poaceae* также генотипически различна (J. Heslop-Harrison, 1979b, 1982; Shivanna et al., 1982) и ингибирование роста пыльцевых трубок может осуществляться как на поверхности рыльца, так и во вторичных его разветвлениях и даже в стилодиях.

Рост пыльцевых трубок в пестике по своему механизму сравним с ростом грибных гиф (Chang, Trevithick, 1974). Зона роста — это верхушка, где формируется новая плазматическая мембрана. Эта верхушка обычно содержит многочисленные везикулы, которые сливаются с плазмалеммой, освобождая углеводные компоненты оболочки пыльцевой трубки и белки (Rosen, 1964; Engels, 1974; Cass, Peteya, 1979). Эта зона характеризуется также присутствием рибосом и полисом. Именно в верхушечной зоне пыльцевой трубки осуществляется выделение белков, в том числе и ферментов.

При реакции самонесовместимого ингибирования наблюдаются многочисленные нарушения морфологии пыльцевых трубок: их извивание, штопорообразное закручивание, набухание и ветвление концов, усиленное отложение каллозы, поворот на 180° и др. Забивание пыльцевой трубки каллозой, особенно терминальной ее части, является почти необходимым следствием реакции отторжения. Однако, как показали недавние тонкие исследования (Shivanna et al., 1982), самый кончик пыльцевой трубки ржи (длиной 12 нм) свободен от каллозы и заполнен пектиновым материалом. Аналогичное явление отмечено для самонесовместимых пыльцевых трубок у *Lycopersicon peruvianum* (Nettancourt et al., 1973). По мнению Shivanna с соавторами (1982), при самонесовместимости имеет место нарушение углеводного обмена, приводящее к аномалиям в росте пыльцевой трубки в верхушечной зоне. Отложение каллозы в пыльцевой трубке можно считать вторичным эффектом, являющимся следствием этого нарушения. Констатируя аномалии углеводного метаболизма у самонесовместимых пыльцевых трубок *Oenothera organensis*, Н. Dickinson и J. Lawson (1975) полагают, что в самонесовместимых пыльцевых зернах недостаточно свободных углеводов.

Утолщение оболочки пыльцевой трубки, наблюдаемое часто в самонесовместимых комбинациях (Pacini, 1981; Herrero, Dickinson, 1981), иногда объясняют замедлением роста трубки. Так, в своем исследовании на *Petunia hybrida* М. Негеро и Н. Dickinson (1981) показали, что предшественники оболочки отторгаемой пыльцевой трубки откладываются в тех же количествах, что и в совместимых комбинациях, в которых пыльцевые трубки растут с нормальной скоростью. Отсутствие необходимого роста в длину у самонесовместимых трубок приводит к утолщению их оболочек.

Ультроструктурное исследование несовместимых пыльцевых трубок у 3 видов с гаметофитной самонесовместимостью (*Lycopersicon peruvianum*, *Petunia*

hybrida, *Prunus avium*) выявило, что на первых этапах их роста никаких различий по сравнению с совместимыми трубками не обнаруживается. Однако в дальнейшем наряду с утолщением оболочки наблюдается некроз цитоплазмы, формирование мелких везикул с фибриллярным содержимым. Последнее, по-видимому, можно объяснить блокированием включения предшественников в оболочку пыльцевой трубки (Pacini, 1981). На *Lycopersicon peruvianum* показано также, что верхушка самонесовместимой пыльцевой трубки лопается при достижении зоны блокирования и в трубке появляется аккумуляция частиц, которые состоят из веществ, предшественников оболочки и белков (Nettancourt et al., 1973, 1974). В несовместимых пыльцевых трубках *Petunia hybrida* отмечено отсутствие агранулярного ЭР, который является обязательным компонентом цитоплазмы апикальной части пыльцевых трубок в совместимых опылениях. Ему приписывают важные функции синтеза компонентов мембран, терпенов и, возможно, ростовых веществ (Cresti et al., 1979). Одной из основных особенностей структуры самонесовместимых пыльцевых трубок являются концентрические агрегации профилей гранулярного ЭР, что может свидетельствовать о блокировании белкового синтеза (Nettancourt et al., 1974; Cresti et al., 1979, 1980). Аналогичные образования отмечены и в пыльцевых трубках, облученных гамма-лучами (Cresti et al., 1977).

Закключение

Изложенное в данном обзоре представление о структурных механизмах прогамной фазы оплодотворения у покрытосеменных в совместимых и самонесовместимых вариантах опыления свидетельствует о том, что за последние 20 лет наше понимание этого процесса продвинулось далеко вперед. В то же время многие его аспекты, в частности механизмы узнавания и отторжения пыльцевых трубок с идентичным генотипом, остаются пока неясными. Кроме того, многочисленные исследования, обзор которых здесь представлен, касаются в основном представителей только нескольких семейств.

Перспективы изучения этого вопроса обширны как в плане привлечения еще не исследованных растений, так и в плане существенных уточнений структурных механизмов самонесовместимости. Совершенно очевидно, что наиболее плодотворным путем дальнейшего развития этой проблемы является объединение структурных исследований с изучением молекулярных механизмов, т. е. максимальное сближение изучения структуры и функции пыльцы, пыльцевых трубок и тканей пестика, с которыми они взаимодействуют. Познание этих закономерностей открывает пути к рациональному вмешательству в процесс оплодотворения у цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А. Е. Ультраструктура стигматоидных клеток *Lilium* // Физиология растений. 1970. Т. 17, № 6. С. 1240—1248. — Вишнякова М. А. Исследование прогамной фазы оплодотворения у люцерны в связи с самонесовместимостью // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 89, С. 17—22. — Ковалева Л. В. Белковый фактор самонесовместимости в столбиках петунии // ДАН СССР. 1983. Т. 272, № 4. С. 1017—1020. — Линскенс Г. Ф. Реакция торможения при несовместимом опылении и ее преодоление // Физиология растений. 1978. Т. 19, № 1. С. 192—204. — Орел Л. И., Мочалова О. В. Изменение проводниковой ткани столбика у *Rubus idaeus* (Rosaceae) в связи с ростом пыльцевых трубок // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 7. С. 876—882. — Суриков И. М. Генетика самонесовместимости цветковых растений // Генетика. 1965. № 2. С. 158—169. — Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1972. Вып. 4. С. 119—169. — Суриков И. М., Вишнякова М. А. Рост пыльцевых трубок в пестиках цветка яблони (*Malus domestica* Borkh.) в связи с самонесовместимостью // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 170. С. 34—38. — Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П. Оболочка пыльцевого зерна — живая физиологически активная структура // ДАН СССР. 1961. Т. 138, № 2. С. 466—469. — Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с. — Bell J.,

Hicks G. Transmitting tissue in the pistil of tobacco: light and electron microscopic observations // *Planta*. 1976. Vol. 131. P. 187—200. — Brooks J., Shaw G. Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature // *Nature* (Lond.). 1968. Vol. 219. P. 532—533. — Cass D. D., Peteya D. J. Growth of barley pollen tubes in vivo. Ultrastructural aspects of early tube growth in the stigmatic hair // *Canad. J. Bot.* 1979. Vol. 57. P. 386—396. — Chang P. L. Y., Trevithick J. R. How important is secretion of exoenzymes through apical cell wall of fungi? // *Arch. Mik.* 1974. Vol. 101. P. 281—293. — Cresti M., Ciampolini F., Pacini E. Ultrastructural aspects of pollen tube growth inhibition after gamma irradiation in *Lycopersicon peruvianum* // *Theor. Appl. Genet.* 1977. Vol. 49. P. 297—303. — Cresti M., Ciampolini F., Pacini E. et al. Ultrastructural differences between compatible and incompatible pollen tubes in the stylar transmitting tissue of *Petunia hybrida* // *J. Submicrosc. Cytol.* 1979. Vol. 11. P. 209—219. — Cresti M., Ciampolini F., Sarfatti G. Ultrastructural investigations in *Lycopersicon peruvianum* pollen activation and pollen tube organization after self- and cross-pollination // *Planta*. 1980. Vol. 150. P. 211—217. — Cresti M., Went J. L., Pacini E. et al. Ultrastructure of transmitting tissue of *Lycopersicon peruvianum* style: development and cytochemistry // *Planta*. 1976. Vol. 132. P. 305—312. — Dashek W. V., Thomas H. R., Rosen W. Secretory cells of lily pistils. II. Electron microscope cytochemistry of canal cells // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58. P. 909—920. — Dickinson H. G., Lawson J. Pollen tube growth in the stigma of *Oenothera organensis* following compatible and incompatible intraspecific pollinations // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1975. Ser. B. Vol. 188. P. 327—344. — Dickinson H. G., Lewis D. Cytochemical and ultrastructural differences between intraspecific compatible and incompatible pollinations in *Raphanus* // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1973. Ser. B. Vol. 183. P. 21—38. — Dickinson H. G., Lewis D. Interaction between the pollen grain coating and the stigmatic surface during compatible and incompatible intraspecific pollination in *Raphanus* // *Biol. J. Lin. Soc.* 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 167—175. — Dumas C., Knox R. B. Callose and determination of pistil viability and incompatibility // *Theor. Appl. Genet.* 1983. Vol. 67. P. 1—10. — Dumas C., Knox R. B., Gaude T. Pollen-pistil recognition: new concepts from electron microscopy and cytochemistry // *Int. Rev. Cytol.* 1984. Vol. 90. P. 239—272. — East E. M. Self-sterility // *Bibliogr. Genet.* 1929. N 5. P. 331—353. — Engels F. M. Function of Golgi vesicles in relation to cell wall synthesis in germinating *Petunia* pollen. II. Chemical composition of Golgi vesicles and pollen tube wall // *Acta Bot. Neerl.* 1974. Vol. 23. P. 81—89. — Fett W. F., Paxton J. D., Dickinson D. B. Studies in the self-incompatibility response in *Lilium longiflorum* // *Amer. J. Bot.* 1976. Vol. 63. P. 1104—1108. — Ghosh S., Shivanna K. R. Anatomical and cytochemical studies on the stigma and style in some legumes // *Bot. Gaz.* 1982. Vol. 143, N 3. P. 311—318. — Herrero M., Dickinson H. G. Pollen-pistil incompatibility in *Petunia hybrida*. Changes in the pistil following compatible and incompatible intraspecific crosses // *J. Cell. Sci.* 1979. Vol. 36. P. 1—18. — Herrero M., Dickinson H. G. Pollen tube development in *Petunia hybrida* following compatible and incompatible intraspecific crosses // *J. Cell Sci.* 1981. Vol. 47. P. 365—383. — Heslop-Harrison J. Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium* // *New Phytol.* 1968. Vol. 67. P. 779—786. — Heslop-Harrison J. Incompatibility and the pollen-stigma interaction // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1975a. Vol. 26. P. 403—425. — Heslop-Harrison J. The physiology of the pollen grain surface // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1975b. Ser. B. Vol. 190. P. 275—299. — Heslop-Harrison J. A new look at pollination // *Rep. E. Maling Res. Stan.* 1976. P. 141—157. — Heslop-Harrison J. Genetics and physiology of angiosperms incompatibility systems // *J. Cell Sci.* 1978a. Vol. 202. P. 73—92. — Heslop-Harrison J. Recognition and response in the pollen-stigma interaction // *Symp. Soc. exp. Biol.* 1978b. N 32. P. 121—138. — Heslop-Harrison J. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of the rye // *Ann. Bot.* 1979a. Vol. 44, suppl. 1, N 1. P. 1—48. — Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction in the grasses: a brief review // *New Zeal. J. Bot.* 1979b. Vol. 17. P. 537—546. — Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in grasses // *Science*. 1982. Vol. 215, N 4538. P. 1358—1364. — Heslop-Harrison J. Self-incompatibility: phenomenology and physiology // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1983. Ser. B. Vol. 218. P. 371—395. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Enzymic removal of the proteinaceous pellicle of the stigma papilla prevents pollen tube entry in the *Caryophyllaceae* // *Ann. Bot.* 1975. Vol. 39. P. 163—165. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. The pollen-stigma interaction in the grasses. 2. Pollen-tube penetration and the stigma response in *Secale* // *Acta Bot. Neerl.* 1981. Vol. 30. P. 289—307. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: constituents of the stylar fluid and stigma secretion of *Trifolium pratense* L. // *Ann. Bot.* 1982a. Vol. 49. P. 729—735. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. The specialized cuticles of the receptive surfaces of angiosperm stigmas // *Plant cuticle*. Pap. Int. Symp. Lond. 8—11 Sept. 1980. London. 1982b. P. 99—119. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: the organization of the stigma in *Trifolium pratense* L. // *Ann. Bot.* 1983. Vol. 51. P. 571—583. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., Barber J. The stigma surface in incompatibility response // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1975a. Ser. B. Vol. 188. P. 287—297. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., Knox R. B. et al. Pollen wall proteins: «gametophytic» and «sporophytic» fractions in the pollen walls of the *Malvaceae* // *Ann. Bot.* 1973. Vol. 37. P. 403—412. — Heslop-Harrison J., Knox R. B., Heslop-Harrison Y. Pollen-wall proteins: exine-held fractions associated with the incompatibility response in *Cruciferae* // *Theor. Appl. Genet.* 1974. Vol. 44. P. 133—137. — Heslop-

Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // *Lysosomes in biology and pathology*. Amsterdam. 1975. Vol. 4. P. 525—576. — Heslop-Harrison Y. The pollen-stigma interaction: pollen-tube penetration in *Crocus* // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41. P. 913—922. — Heslop-Harrison Y. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy // *Nord. J. Bot.* 1981. Vol. 1. P. 401—420. — Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: the secretory system of the style in *Trifolium pratense* L. // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 50. P. 535—545. — Heslop-Harrison Y., Shivanna K. R. The receptive surface of the angiosperm stigma // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41. P. 1233—1258. — Howlett B. M., Knox R. B., Heslop-Harrison J. Pollen-wall proteins: release of the allergen antigen from intine and exine sites in pollen grains of ragweed and *Cosmos* // *J. Cell Sci.* 1973. Vol. 13. P. 603—619. — Howlett B. M., Knox R. B., Paxton J. et al. Pollen-wall proteins: physico-chemical characterization and role in self-incompatibility in *Cosmos bipinnatus* // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1975. Ser. B. Vol. 188. P. 167—182. — Jensen W. A., Fisher D. B. Cotton embryogenesis: the tissues of the stigma and style and their relation to the pollen tube // *Planta*. 1969. Vol. 84. P. 97—121. — Johnston L. E. B., Wilcoxon R. D., Froscheiser F. I. Transfer cells in tissues of the reproductive system of alfalfa // *Canad. J. Bot.* 1974. Vol. 53. P. 952—956. — Jost L. Über die Selbststerilität einiger Blüten // *Bot. Zeitschr.* 1907. Bd 65. S. 77—117. — Kenrick J., Knox R. B. Structure and cytochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia* // *Austral. J. Bot.* 1981. Vol. 29. P. 733—745. — Kerhoas C., Knox R. B., Dumas C. Specificity of the callose response in stigmas of *Brassica* // *Ann. Bot.* 1983. Vol. 52. P. 597—602. — Knox R. B. Pollen-wall proteins: localization, enzymic and antigenic activity during development in *Gladiolus* // *J. Cell Sci.* 1971. Vol. 9. P. 209—237. — Knox R. B. Pollen-wall proteins: pollen-stigma interactions in ragweed and *Cosmos* (*Compositae*) // *J. Cell Sci.* 1973. Vol. 12. P. 421—443. — Knox R. B. The pollen grain // *Embryology of angiosperms*. Berlin: Springer, 1984. P. 197—272. — Knox R. B., Clarke A. E., Harrison S. et al. Cell recognition in plants: determinants of the stigma surface and their pollen interactions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1976. Vol. 73. P. 2782—2792. — Knox R. B., Heslop-Harrison J. Cytochemical localization of enzymes in the wall of the pollen grain // *Nature*. 1969. N 223. P. 92—94. — Knox R. B., Heslop-Harrison J. Pollen-wall proteins: localization and enzymic activity // *J. Cell Sci.* 1970. Vol. 6. P. 1—27. — Knox R. B., Heslop-Harrison J. Pollen-wall proteins: fate of intine-held antigens on the stigma in compatible and incompatible pollination of *Phalaris tuberosa* L. // *J. Cell Sci.* 1971a. Vol. 9. P. 239—251. — Knox R. B., Heslop-Harrison J. Pollen-wall proteins: localization of antigenic and allergenic proteins in the pollen grain walls of *Ambrosia* spp. ragweeds // *Cytobios*. 1971b. Vol. 4. P. 49—54. — Knox R. B., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-wall proteins: localization and characterization of gametophytic and sporophytic fractions // *Biol. J. Linn. Soc.* 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 177—187. — Knox R. B., Williams E. G., Dumas C. Pollen, pistil and reproductive function in crop plants // *Plant breeding reviews*. Westport. Connecticut. 1986. Vol. 4. P. 7—79. — Konar R. N., Linskens H. F. Physiology and biochemistry of the stigmatic fluid of *Petunia hybrida* // *Planta*. 1966. Vol. 71. P. 372—387. — Kroh M. Bildung und Transport des Narbensekrets von *Petunia hybrida* // *Planta*. 1967. Vol. 77. P. 250—260. — Kroh M., Helsper J. P. F. G. Transmitting tissue and pollen-tube growth // *Fertilization in higher plants*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1974. P. 167—178. — Labarca C., Kroh M., Loewus F. The composition of stigmatic exudate from *Lilium longiflorum*. Labelling studies with myo-inositol, d-glucose and L-proline // *Plant Physiol.* 1970. Vol. 46. P. 150—156. — Lewis D. Comparative incompatibility in Angiosperms and Fungi // *Adv. Genet.* 1954. Vol. 6. P. 235—285. — Loewus F., Labarca C. The nutritional role of pistil exudate in pollen tube wall formation in *Lilium longiflorum*. II. Production and utilization of exudate from stigma and stylar canal // *Plant Physiol.* 1973. Vol. 52. P. 87—92. — Lord E. M., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in *Leguminosae*: stigma organization and the breeding system in *Vicia faba* L. // *Ann. Bot.* 1984. Vol. 54. P. 827—836. — Mattsson O., Knox R. B., Heslop-Harrison J. et al. Protein pellicle as a probable recognition site in incompatibility reaction // *Nature*. 1974. Vol. 243. P. 703—704. — Nasrallah M. E., Wallace D. H. Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea* // *Heredity*. 1967. Vol. 22. P. 519—527. — Nasrallah M. E., Wallace D. H., Savo R. M. Genotype, protein phenotype, relationships in self-incompatibility of *Brassica* // *Genet. Res.* 1972. Vol. 17. P. 151—160. — Nettancourt D. de. Incompatibility in Angiosperms. Berlin: Springer, 1977. 230 p. — Nettancourt D. de, Deveux M., Bozzini A. et al. Ultrastructural aspects of the self-incompatibility mechanisms in *Lycopersicon peruvianum* Mill. // *J. Cell Sci.* 1973. Vol. 12. P. 403—419. — Nettancourt D. de, Deveux M., Laneri U. et al. Genetical and ultrastructural aspects of self- and cross-incompatibility in intraspecific hybrids between self-compatible *Lycopersicon esculentum* and self-incompatible *L. peruvianum* // *Theor. Appl. Genet.* 1974. Vol. 44. P. 278—288. — Nilsson S., Skvarla J. J. Pollen morphology of saprophytic taxa in the Gentianaceae // *Ann. Miss. Bot. Garden*. 1969. Vol. 56. P. 420—438. — Pacini E. Pollen-stigma interactions in plants with gametophytically controlled self-incompatibility // *Phytomorphology*. 1981. Vol. 31. P. 175—180. — Pandey K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in Angiosperms // *Evolution*. 1960. Vol. 14. P. 98—112. — Pandey K. K. Time and site of S-gene action, breeding systems and relationships in incompatibility // *Euphytica*. 1970. Vol. 19. P. 364—372. — Raff J., Knox R. B. Self-incompatibility in sweet cherry, *Prunus avium* // *Incompat. Newsletter*. 1977. Vol. 8. P. 36—39. — Randal J. A. The transmitting tract in *Gladiolus*. I. The stigma and

pollen-stigma interaction // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. P. 389—401. — *Rosen W. G.* Chemotropism and fine structure of pollen tubes // Pollen: physiology and fertilization. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1964. P. 159—166. — *Rosen W. G.* Pistil-pollen interactions in *Lilium* // Pollen: development and physiology. London: Butterworths, 1971. P. 239—261. — *Rosen W. G., Thomas H. R.* Secretory cells of lily pistils. I. Fine structure and functions // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 1108—1114. — *Sassen M. M. A.* The stylar transmitting tissue // Acta Bot. Neerl. 1974. Vol. 23. P. 99—108. — *Sedgley M.* Reduced pollen tube growth and the presence of callose in the pistil of male floral stage of the avocado // Sci. Hort. 1977. Vol. 7. P. 27—36. — *Shivanna K. R.* Recognition and rejection phenomena during pollen-pistil interaction (incompatibility) // Proc. Indian Acad. Sci., B. Plant Sci. 1979. Vol. 88. P. 115—141. — *Shivanna K. R., Heslop-Harrison J.* Membrane state and pollen viability // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. P. 759—770. — *Shivanna K. R., Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J.* The pollen-stigma interaction in the grasses. 3. Features of the self-incompatibility response // Acta Bot. Neerl. 1982. Vol. 3. P. 307—319. — *Shivanna K. R., Sastri D. C.* Stigma surface esterase activity and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigmas // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. P. 53—64. — *Silow R. A.* A preliminary report on pollen tube growth in red clover *Trifolium pratense* L. // Welsh Plant Breed. St. Bul. 1931. Ser. H. Vol. 12. P. 228—233. — *Simon E. W.* Phospholipids and plant membrane permeability // New Phytol. 1974. Vol. 73. P. 337—420. — *Sitte P.* Untersuchungen zur submikroskopischen Morphologie der pollen- und sporenmembranen // Mikroskopie. 1953. Vol. 8. P. 290—299. — *Stevens V. A. M., Murray B. G.* Studies on heteromorphic self-incompatibility systems: the cytochemistry and ultrastructure of the tapetum of *Primula obconica* // J. Cell Sci. 1981. Vol. 50. P. 419—431. — *Vithanage H. I. M. V., Heslop-Harrison J.* The pollen-stigma interaction: Fate of fluorescent labelled pollen-wall proteins on the stigma surface in rye (*Secale cereale*) // Ann. Bot. 1979. Vol. 43. P. 113—114. — *Vithanage H. I. M. V., Knox R. B.* Development and cytochemistry of stigma surface and response to self- and foreign pollination in *Helianthus annuus* // Phytomorphology. 1977. Vol. 27. P. 168—179. — *Watanabe K.* Studies on the germination of grass pollen. I. Liquid exudation of the pollen on the stigma before germination // Bot. Magaz. 1955. Vol. 68. P. 40—44. — *Went J. L. van, Willemse M. T. M.* Fertilization // Embryology of angiosperms. Berlin: Springer, 1984. P. 274—317.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 20 VI 1988.

S U M M A R Y

Angiosperm self-incompatibility systems attract increasing attention of structural botanists both because of their importance in practical plant breeding and in acknowledgement of the intercellular interaction. This review deals mainly with structural mechanisms of pollen—pistil interactions in two systems of self-incompatibility: gametophytic and sporophytic. The pistil functions in pollen recognition and pollen tube nutrition are discussed and the structural features of self-incompatible pollen tubes are analysed.

УДК 581.9 : 581.526.33 (470.22)

О. Л. Кузнецов

АНАЛИЗ ФЛОРЫ БОЛОТ КАРЕЛИИ

O. L. K U Z N E T S O V. ANALYSIS OF THE KARELIAN MIRE FLORA

Флора болот Карелии включает 283 вида сосудистых растений, относящихся к 141 роду из 60 семейств. Она представляет собой объединение парциальных флор 6 основных типов болотных экотопов (участков), выделенных по условиям увлажнения и минерального питания. Парциальные флоры каждого типа болотных экотопов имеют отличия по составу и встречаемости видов, их роли в растительном покрове.

Географический анализ флоры болот показал преобладание в ее составе бореальных видов (62.9 %), причем их роль значительно выше, чем в региональной флоре Карелии. Из долготных групп ведущая роль принадлежит циркумполярным (46.3 %) и евразийским (39.9 %) видам.

Болотные экосистемы таежной зоны очень разнообразны по составу и структуре растительного покрова, что обуславливается большой изменчивостью их экологии, а также постоянно идущими сукцессиями растительности.

И. Д. Богдановская-Гиенэф (1946) отметила, что флора бореальных болот малоспецифична. Она сложилась в четвертичное время в результате агрегации видов, принадлежавших нескольким флорогенетическим комплексам и перешедших на болота из разных местообитаний. Поэтому виды, слагающие флору современных болот, различаются экологическими и ценогическими требованиями и свойствами. Своеобразие болотных местообитаний (более холодные торфяные почвы, низкая концентрация питательных элементов и слабая аэрация в них, постоянное нарастание поверхности) делает их неблагоприятными для многих видов и приводит к жесткому отбору растений, способных произрастать на них.

Флору болот того или иного региона следует рассматривать как объединение парциальных флор (Юрцев, 1982, 1987), включающее парциальные флоры всех типов болот, встречающихся на данной территории. Сравнительное изучение парциальных флор экотопов разного уровня имеет большое значение для решения вопросов истории растительности, организации охраны редких видов растений и растительных сообществ.

Составу и анализу болотных флор различных районов СССР и сопредельных стран посвящен ряд работ (Богдановская-Гиенэф, 1946; Трасс, 1955, 1986; Бачурина, 1964; Хмелев, 1975; Горохова, 1976; Поспеева, 1979; Страздайте, 1982; Боч, 1986; Kask, 1982; Eurola et al., 1984), которые выполнены с разной степенью детальности.

Трудность точного установления состава флоры болот любой обширной территории связана во многих случаях с невозможностью при маршрутных исследованиях четкого разделения болотных и неболотных участков. Это объясняется постепенностью переходов от болот к лесам и лугам, с одной стороны, и к прибрежно-водной и водной растительности — с другой. Усложняют задачу определения полного видового состава флоры болот и так называемые «случайные гелофиты» (Трасс, 1955) или «акцидентные тельматофиты» (Трасс, 1986),

виды, не свойственные болотным местообитаниям, но изредка встречающиеся на них. Включение их в состав флоры болот каждым автором проводится субъективно. Нами включено в состав флоры болот Карелии около 80 таких видов.

Исследования болот Карелии ведутся уже около 60 лет и по ним накоплены обширные геоботанические, стратиграфические и другие материалы. Разработка проблемы рационального использования и охраны болотных экосистем Карелии, возникшей в связи с высокими темпами мелиорации, потребовала обобщения имеющихся данных в первую очередь по составу их флоры. Основой для этой работы послужили геоботанические описания болотных фитоценозов, выполненные сотрудниками лаборатории болотоведения Института биологии Карельского филиала АН СССР начиная с 1950 г. во всех районах Карелии, имеющиеся публикации по флоре и растительности республики и прилегающих районов (Цинзерлинг, 1934; Раменская, 1958, 1960, 1983; Флора Европейской части СССР, 1974—1987; Retkeilykasvio, 1984, и др.), а также собственные исследования автора в течение 15 лет. Рассматривается только аборигенная флора («аборигенный элемент флоры» по Б. Юрцеву и Р. Камелину, 1987) сосудистых растений естественных (неосушенных) болот республики. Под болотами нами понимаются участки земной поверхности со слоем торфа не менее 20—30 см, который обеспечивает расположение в нем основной массы корневых систем обитающих здесь растений.

Таксономический анализ флоры. В результате обработки имеющихся материалов в составе флоры болот Карелии выявлено 283 вида сосудистых растений, относящихся к 141 роду из 60 семейств (табл. 1). Номенклатура и трактовка объема таксонов дается по С. К. Черепанову (1981).

Ряд видов, указываемых в литературе (Раменская, 1960, 1983) для болот Карелии, не включены в список. Это относится к *Betula humilis* Schrank, *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *D. fuchsii* (Druce) Soó, *Carex lepidocarpa* Tausch, *C. riparia* Curt. Их произрастание на болотах Карелии требует уточнения, так как имеющиеся в литературе сведения, по нашему мнению, ошибочны. Состав флоры Карелии дополнен 2 видами, найденными на болотах — *Carex disticha* Huds. (лесное болото в южной Карелии, определение Т. В. Егоровой, БИН АН СССР) и *Liparis loeselii* (L.) L. C. Rich. (низинное болото на границе с Вологодской обл.).

Флора болот включает 33 % от состава аборигенной и 25 % — от региональной флоры Карелии, что несколько выше, чем на северо-западе РСФСР, где, по данным М. С. Боч (1986), болотная флора составляет 16.5 % от общего состава флоры.

Видовое разнообразие болотных флор ряда территорий, приведенное в табл. 2, свидетельствует о довольно близком их объеме.

Наиболее близки по объему и видовому составу болотные флоры Карелии (283 вида) и Финляндии (287 видов), в них общими являются 245 видов, а коэффициент их сходства, по Сьеренсену, составляет 0.86. 42 вида встречаются на болотах Финляндии, но отсутствуют в Карелии. Это, во-первых, группа видов, характерных для тундровых болот (*Salix lanata* L., *S. herbacea* и др.), во-вторых, виды с более южными и юго-западными ареалами (*Fraxinus excelsior* L., *Carex lepidocarpa* Tausch, *C. paniculata* L. и др.). В свою очередь 38 видов встречаются на болотах Карелии, но не указаны для болот Финляндии, среди них *Polygonum bistorta* L., *Salix rosmarinifolia* L., *Sparganium minimum* Wallr. и др. Следует отметить, что использованная для сравнения финская работа (Eurola et al., 1984) не является специально флористической, поэтому некоторые редкие на болотах Финляндии виды просто могли быть упущены авторами при составлении списка флоры.

Флоры болот Ярославского Поволжья и Карелии также близки по количеству видов (табл. 2), однако общими в них являются только 166 видов (коэффициент сходства по Сьеренсену 0.59).

Парциальные флоры основных типов болотных участков Карелии

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		офетовые, О	травяно-сфагно- вые, М	травяные, М и МЕ	травяно-гибно- вые и травяные, Е	травяно-мохо- вые, Е (клубче- вые)	древесно-мохо- вые и древесно- травяные, М и Е
	Сем. I. <i>Lycopodiaceae</i>						
1	<i>Lycopodium annotinum</i> L.	—	—	—	—	1	1
2	<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub	—	—	г	г	—	—
	Сем. II. <i>Huperziaceae</i>						
3	<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	—	1	—	—	1	1
	Сем. III. <i>Selaginellaceae</i>						
4	<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link	—	2	2	2	2	1
	Сем. IV. <i>Equisetaceae</i>						
5	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	—	2	3	3	1	2
6	<i>E. hiemale</i> L.	—	—	—	—	1	1
7	<i>E. palustre</i> L.	—	1	1	1	3	2
8	<i>E. pratense</i> L.	—	1	1	—	1	1
9	<i>E. scirpoides</i> Michx.	—	—	—	—	г	г
10	<i>E. sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	—	2
11	<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr	—	—	—	—	г	г
	Сем. V. <i>Onocleaceae</i>						
12	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	—	—	—	—	—	1
	Сем. VI. <i>Athyriaceae</i>						
13	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	—	—	—	—	—	2
14	<i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex G. Kunze) Kurata	—	—	—	—	—	г
	Сем. VII. <i>Aspidiaceae</i>						
15	<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell.	—	—	—	—	—	1
16	<i>D. carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	—	—	—	—	—	2
17	<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	—	—	—	—	1	1
18	<i>D. expansa</i> (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy	—	—	—	—	—	1
19	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	—	—	—	—	1	3
	Сем. VIII. <i>Thelypteridaceae</i>						
20	<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	—	—	—	—	—	1
21	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	—	1	—	—	1	1
	Сем. IX. <i>Pinaceae</i>						
22	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	1	—	—	—	2
23	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	1	1	—	—	2	2
24	<i>Pinus sylvestris</i> L.	3 ⁰	2	—	—	1	3
	Сем. X. <i>Cupressaceae</i>						
25	<i>Juniperus communis</i> L.	—	1	—	—	2	2
	Сем. XI. <i>Nymphaeaceae</i>						
26	<i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl	—	—	1	—	—	—
27	<i>N. tetragona</i> Georgi	—	—	г	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагно- вые, М	травяные, М и МЕ	травяно-гино- вые и травяные, Е	травяно-мохо- вые, Е (ключе- вые)	древесно-мохо- вые и древесно- травяные, М и Е
	Сем. XII. <i>Ranunculaceae</i>						
28	<i>Caltha palustris</i> L.	—	—	2	1	1	1
29	<i>Trollius europaeus</i> L.	—	—	—	—	—	1
30	<i>Ranunculus acris</i> L.	—	—	1	—	1	—
31	<i>R. lapponicus</i> L.	—	—	—	—	—	1
32	<i>R. repens</i> L.	—	—	1	—	—	—
33	<i>R. lingua</i> L.	—	—	2	—	—	—
	Сем. XIII. <i>Betulaceae</i>						
34	<i>Betula nana</i> L.	2°	3	1	1	2	3
35	<i>B. pendula</i> Roth	—	—	—	—	1	1
36	<i>B. pubescens</i> Ehrh.	1	2	2	—	2	3
37	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	—	—	—	—	1	1
38	<i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn.	—	—	2	—	1	2
	Сем. XIV. <i>Myricaceae</i>						
39	<i>Myrica gale</i> L.	—	—	г	—	—	—
	Сем. XV. <i>Portulacaceae</i>						
40	<i>Montia fontana</i> L.	—	—	—	—	1	—
	Сем. XVI. <i>Caryophyllaceae</i>						
41	<i>Stellaria calycantha</i> (Ledeb.) Bong.	—	—	—	—	—	г
42	<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	—	1	1	—	2	—
43	<i>S. longifolia</i> Muehl. ex Willd.	—	—	1	—	—	1
44	<i>S. nemorum</i> L.	—	—	—	—	—	1
45	<i>S. palustris</i> Retz.	—	1	2	—	1	—
46	<i>S. uliginosa</i> Murr.	—	—	—	—	г	—
47	<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br.	—	—	2	—	—	—
	Сем. XVII. <i>Polygonaceae</i>						
48	<i>Rumex aquaticus</i> L.	—	—	1	—	1	—
49	<i>R. acetosa</i> L.	—	—	—	—	2	—
50	<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	—	—	г	—	—	—
51	<i>Polygonum bistorta</i> L.	—	—	—	—	2	—
52	<i>P. viviparum</i> L.	—	—	—	—	2	—
	Сем. XVIII. <i>Violaceae</i>						
53	<i>Viola epipsila</i> Ledeb	—	2	—	—	2	2
54	<i>V. palustris</i> L.	—	2	—	—	1	2
	Сем. XIX. <i>Brassicaceae</i>						
55	<i>Cardamine amara</i> L.	—	—	—	—	2	—
56	<i>C. dentata</i> Schult.	—	—	—	—	г	—
57	<i>C. pratensis</i> L.	—	—	2	—	2	—
	Сем. XX. <i>Salicaceae</i>						
58	<i>Salix aurita</i> L.	г	2	2	—	2	2
59	<i>S. bebbiana</i> Sarg.	—	—	—	—	—	г
60	<i>S. borealis</i> (Fries.) Nas.	—	—	1	—	—	1
61	<i>S. cinerea</i> L.	—	2	2	—	2	2
62	<i>S. caprea</i> L.	—	—	—	—	—	1
63	<i>S. glauca</i> L.	—	—	г	—	—	1
64	<i>S. hastata</i> L.	—	—	г	—	—	1
65	<i>S. lapponum</i> L.	—	1	2	2	1	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагновые, М	травяные, М и МЕ	травяно-типно-вые и травяные, Е	травяно-моховые, Е (ключевые)	древесно-моховые и древесно-травяные, М и Е
66	<i>S. myrsinites</i> L.	—	—	—	—	г	г
67	<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	—	—	1	—	—	2
68	<i>S. myrtilloides</i> L.	—	2	2	—	2	3
69	<i>S. pentandra</i> L.	—	1	2	1	1	2
70	<i>S. phylicifolia</i> L.	—	—	1	—	—	1
71	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	—	г	1	—	г	г
72	<i>Populus tremula</i> L.	—	—	—	—	—	1
Сем. XXI. <i>Ericaceae</i>							
73	<i>Andromeda polifolia</i> L.	3°	3	1	1	2	2
74	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill.	3°	2	—	—	1	2
75	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	3°	2	1	—	1	3
76	<i>Ledum palustre</i> L.	3°	1	—	—	1	2
77	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers	3°	3	1	1	1	2
78	<i>O. microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	3°	1	—	—	—	—
79	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	1°	1	—	—	—	2
80	<i>V. uliginosum</i> L.	3°	2	—	—	1	2
81	<i>V. vitis-idaea</i> L.	1°	—	—	—	—	2
Сем. XXII. <i>Pyrolaceae</i>							
82	<i>Monesis uniflora</i> (L.) A. Gray	—	1	—	—	1	2
83	<i>Pyrola media</i> Sw.	—	—	—	—	—	1
84	<i>P. minor</i> L.	—	1	—	—	—	1
85	<i>P. rotundifolia</i> L.	—	—	—	—	1	1
Сем. XXIII. <i>Empetraceae</i>							
86	<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	3°	1	—	—	1	2
87	<i>E. nigrum</i> L.	3°	1	—	—	1	2
Сем. XXIV. <i>Primulaceae</i>							
88	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	—	—	2	—	—	1
89	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	—	1	3	1	1	2
90	<i>Trientalis europaea</i> L.	—	1	—	—	1	2
Сем. XXV. <i>Thymelaeaceae</i>							
91	<i>Daphne mezereum</i> L.	—	—	—	—	—	1
Сем. XXVI. <i>Grossulariaceae</i>							
92	<i>Ribes acidum</i> Turcz. ex Pojark.	—	—	—	—	—	1
93	<i>R. nigrum</i> L.	—	—	—	—	—	1
94	<i>R. spicatum</i> Robson.	—	—	—	—	—	1
Сем. XXVII. <i>Saxifragaceae</i>							
95	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	—	—	—	—	2	—
96	<i>Saxifraga aizoides</i> L.	—	—	—	—	1	—
97	<i>S. hirculus</i> L.	—	—	—	—	2	—
Сем. XXVIII. <i>Parnassiaceae</i>							
98	<i>Parnassia palustris</i> L.	—	—	—	—	2	—
Сем. XXIX. <i>Droseraceae</i>							
99	<i>Drosera anglica</i> Huds.	1°	—	3	3	1	—
100	<i>D. intermedia</i> Hayne	г	—	—	—	—	—
101	<i>D. rotundifolia</i> L.	3°	2	—	—	1	2

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагновые, М	травяные, М и МЕ	травяно-травяные и травяные, Е	травяно-моховые, Е (ключевые)	дресно-моховые и дресно-травяные, М и Е
	Сем. XXX. <i>Rosaceae</i>						
102	<i>Comarum palustre</i> L.	—	2	2	1	1	2
103	<i>Geum rivale</i> L.	—	—	1	—	—	—
104	<i>Padus avium</i> Mill.	—	—	—	—	—	1
105	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	—	2	—	1	2
106	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	—	1	—	—	2	1
107	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	—	—	—	—	—	1
108	<i>R. majalis</i> Herrm.	—	—	—	—	—	1
109	<i>Rubus arcticus</i> L.	—	1	—	—	1	2
110	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	3°	1	—	—	—	1
111	<i>R. idaeus</i> L.	—	—	—	—	—	1
112	<i>R. saxatilis</i> L.	—	—	—	—	—	1
113	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	—	—	—	—	—	1
	Сем. XXXI. <i>Fabaceae</i>						
114	<i>Lathyrus palustris</i> L.	—	—	2	—	—	1
	Сем. XXXII. <i>Lythraceae</i>						
115	<i>Lythrum salicaria</i> L.	—	—	2	—	—	—
	Сем. XXXIII. <i>Onagraceae</i>						
116	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub.	—	—	—	—	—	1
117	<i>Circaea alpina</i> L.	—	—	—	—	—	1
118	<i>Epilobium alsinifolium</i> Vill.	—	—	—	—	1	—
119	<i>E. davuricum</i> Fisch ex. Hornem.	—	—	—	—	1	—
120	<i>E. hornemannii</i> Reichenb.	—	—	—	—	1	—
121	<i>E. montanum</i> L.	—	—	1	—	1	—
122	<i>E. palustre</i> L.	—	1	2	—	2	1
	Сем. XXXIV. <i>Hippuridaceae</i>						
123	<i>Hippuris vulgaris</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Сем. XXXV. <i>Oxalidaceae</i>						
124	<i>Oxalis acetosella</i> L.	—	—	—	—	—	1
	Сем. XXXVI. <i>Geraniaceae</i>						
125	<i>Geranium palustre</i> L.	—	—	1	—	—	—
126	<i>G. sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	1	1
	Сем. XXXVII. <i>Cornaceae</i>						
127	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. et Graebn.	—	—	—	—	—	1
	Сем. XXXVIII. <i>Apiaceae</i>						
128	<i>Angelica sylvestris</i> L.	—	—	—	—	1	2
129	<i>A. archangelica</i> L.	—	—	—	—	1	—
130	<i>Calestania palustris</i> (L.) K.-Pol.	—	1	2	1	1	1
131	<i>Cicuta virosa</i> L.	—	—	2	—	—	—
	Сем. XXXIX. <i>Rhamnaceae</i>						
132	<i>Frangula alnus</i> Mill.	—	1	1	—	1	2
	Сем. XL. <i>Caprifoliaceae</i>						
133	<i>Linnaea borealis</i> L.	—	—	—	—	—	1
134	<i>Lonicera pallastii</i> Ledeb.	—	—	—	—	—	1
135	<i>Viburnum opulus</i> L.	—	—	—	—	—	1

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагновые, М	травяные, М и МЕ	травяно-типно-вые и травяные, Е	травяно-моховые, Е (ключевые)	дресно-моховые и дресно-травяные, М и Е
	Сем. XLI. <i>Menyanthaceae</i>						
136	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	—	3	3	3	1	3
	Сем. XLII. <i>Rubiaceae</i>						
137	<i>Galium palustre</i> L.	—	1	3	1	1	1
138	<i>G. ruprechtii</i> Pobed.	—	—	1	—	1	1
139	<i>G. triflorum</i> Michx.	—	—	—	—	—	1
140	<i>G. uliginosum</i> L.	—	1	3	1	1	2
	Сем. XLIII. <i>Solanaceae</i>						
141	<i>Solanum dulcamara</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Сем. XLIV. <i>Scrophulariaceae</i>						
142	<i>Bartsia alpina</i> L.	—	1	—	—	1	—
143	<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	—	1
144	<i>M. pratense</i> L.	2°	1	—	—	—	2
145	<i>Pedicularis palustris</i> L.	—	1	2	2	1	—
146	<i>P. sceptrum-carolinum</i> L.	—	—	—	—	2	1
	Сем. XLV. <i>Lentibulariaceae</i>						
147	<i>Pinguicula alpina</i> L.	—	—	—	—	1	—
148	<i>P. villosa</i> L.	1°	—	—	—	—	—
149	<i>P. vulgaris</i> L.	—	1	2	1	2	—
150	<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	—	—	3	3	1	2
151	<i>U. minor</i> L.	—	—	2	2	1	1
152	<i>U. vulgaris</i> L.	—	—	1	1	—	—
	Сем. XLVI. <i>Lamiaceae</i>						
153	<i>Lycopus europaeus</i> L.	—	—	1	—	—	—
154	<i>Mentha arvensis</i> L.	—	—	1	—	—	—
155	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	—	—	3	—	—	—
156	<i>Stachys palustris</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Сем. XLVII. <i>Asteraceae</i>						
157	<i>Cicerbita alpina</i> (L.) Wallr.	—	—	—	—	1	1
158	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill.	—	—	—	—	—	1
159	<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	—	—	2	—	1	1
160	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	—	—	—	—	1	2
161	<i>Hieracium sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	—	1
162	<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Maxim.	—	—	1	—	—	—
163	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	—	—	1	—	1	1
164	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Cass.	—	—	1	—	1	1
165	<i>Solidago virgaurea</i> L.	—	1	—	1	2	2
166	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	—	—	—	2	2	1
	Сем. XLVIII. <i>Alismataceae</i>						
167	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Сем. XLIX. <i>Scheuchzeriaceae</i>						
168	<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	3°	2	2	2	1	1
	Сем. L. <i>Juncaginaceae</i>						
169	<i>Triglochin palustre</i> L.	—	—	1	—	2	—
	Сем. LI. <i>Potamogetonaceae</i>						
170	<i>Potamogeton gramineus</i> L.	—	—	1	—	—	—

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		офитовые, О	травяно-офитовые, М	травяные, М и МЕ	травяно-тиновые и травяные, Е	травяно-моховые, Е (ключевые)	древесно-моховые и древесно-травяные, М и Е
	Сем. LII. <i>Liliaceae</i>						
171	<i>Convallaria majalis</i> L.	—	—	—	—	г	1
172	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	—	—	—	—	—	1
173	<i>Paris quadrifolia</i> L.	—	—	—	—	—	1
174	<i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.	—	2	—	—	2	—
175	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	—	—	г	—	—	—
	Сем. LIII. <i>Iridaceae</i>						
176	<i>Iris pseudacorus</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Сем. LIV. <i>Orchidaceae</i>						
177	<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	—	—	—	—	—	2
178	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	—	—	—	—	г	1
179	<i>Dactylorhiza cruenta</i> (O. F. Muell.) Soó	—	—	г	г	—	—
180	<i>D. incarnata</i> (L.) Soó	—	1	2	2	2	1
181	<i>D. maculata</i> (L.) Soó	г	2	2	г	2	2
182	<i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soó	—	2	2	—	1	2
183	<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	—	—	—	—	1	—
184	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	—	—	1	1	2	—
185	<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze	—	—	2	2	2	—
186	<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	—	—	—	—	1	2
187	<i>L. ovata</i> (L.) R. Br.	—	—	1	—	2	1
188	<i>Liparis loeselii</i> (L.) Rich.	—	—	—	—	г	—
189	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	—	—	—	—	г	—
190	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	—	—	—	—	—	1
	Сем. LV. <i>Juncaceae</i>						
191	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	—	—	1	—	—	—
192	<i>J. filiformis</i> L.	—	—	2	—	—	—
193	<i>J. stygius</i> L.	—	—	2	2	—	—
194	<i>J. triglumis</i> L.	—	—	г	—	г	—
195	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	—	—	—	—	—	2
196	<i>L. sudetica</i> (Willd.) Schult.	—	—	г	—	г	—
	Сем. LVI. <i>Cyperaceae</i>						
197	<i>Baeothryon alpinum</i> (L.) Egor.	—	2	1	1	2	—
198	<i>B. cespitosum</i> (L.) A. Dietr.	2 ⁰	2	1	2	2	1
199	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	—	—	2	—	—	—
200	<i>E. quinqueflora</i> (Hartm.) O. Schwarz	—	—	1	—	—	—
201	<i>Eriophorum brachyantherum</i> Trautv. et Mey.	—	—	—	—	г	—
202	<i>E. gracile</i> Koch	—	—	2	2	1	—
203	<i>E. latifolium</i> Hoppe	—	—	—	—	2	г
204	<i>E. polystachion</i> L.	—	1	3	2	1	1
205	<i>E. scheuchzerii</i> Hoppe	—	—	1	—	—	—
206	<i>E. vaginatum</i> L.	3 ⁰	2	г	—	г	1
207	<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl	2 ⁰	—	2	2	—	—
208	<i>R. fusca</i> (L.) Ait. fil.	—	—	г	г	г	—
209	<i>Scirpus sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	—	1
210	<i>Schoenus ferrugineus</i> L.	—	—	—	г	г	—
211	<i>Carex acuta</i> L.	—	—	2	2	—	1
212	<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	—	—	1	1	—	1
213	<i>C. adelostoma</i> V. Krecz.	—	—	1	1	—	—
214	<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	—	—	2	1	—	—
215	<i>C. atherodes</i> Spreng.	—	—	г	—	г	1
216	<i>C. appropinquata</i> Schum.	—	—	—	—	1	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагно- вые, М	травяные, М и МЕ	травяно-гипно- вые и травяные, Е	травяно-мохо- вые, Е (ключе- вые)	древесно-мохо- вые и древесно- травяные, М и Е
217	<i>C. bergrothii</i> Palmgr.	—	г	г	—	—	—
218	<i>C. brunnescens</i> (Pers.) Poir.	—	—	—	—	—	1
219	<i>C. buzbaumii</i> Wahlenb.	—	—	1	1	1	—
220	<i>C. capillaris</i> L.	—	—	—	—	1	1
221	<i>C. capitata</i> L.	—	—	—	—	1	1
222	<i>C. chordorrhiza</i> Ehrh.	—	2	3	3	1	2
223	<i>C. cespitosa</i> L.	—	—	3	—	1	2
224	<i>C. cinerea</i> Poll.	—	1	3	1	1	3
225	<i>C. diandra</i> Schrank	—	—	2	2	2	1
226	<i>C. dioica</i> L.	—	1	—	—	1	2
227	<i>C. disperma</i> Dew.	—	—	—	—	—	1
228	<i>C. disticha</i> Huds.	—	—	—	—	—	г
229	<i>C. echinata</i> Murr.	—	2	1	1	1	2
230	<i>C. elongata</i> L.	—	—	2	—	—	2
231	<i>C. flava</i> L.	—	—	—	1	2	1
232	<i>C. globularis</i> L.	3 ⁰	—	—	—	—	2
233	<i>C. heleonastes</i> Ehrh.	—	1	1	г	1	—
234	<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	—	—	2	—	—	1
235	<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	г	3	3	3	1	2
236	<i>C. laxa</i> Wahlenb.	—	—	—	—	г	—
237	<i>C. limosa</i> L.	3 ⁰	1	3	3	1	1
238	<i>C. livida</i> (Wahl.) Willd.	—	—	1	2	1	—
239	<i>C. loliacea</i> L.	—	—	—	—	—	2
240	<i>C. media</i> R. Br.	—	—	—	—	—	г
241	<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	—	—	2	1	—	1
242	<i>C. omskiana</i> Meinsh.	—	—	1	—	—	—
243	<i>C. otrubae</i> Podp.	—	—	г	—	—	—
244	<i>C. pauciflora</i> Lightf.	2 ⁰	3	—	—	—	—
245	<i>C. pauperula</i> Michx.	1	1	1	—	1	2
246	<i>C. panicea</i> L.	—	—	1	2	2	—
247	<i>C. pseudocyperus</i> L.	—	—	г	—	—	г
248	<i>C. rariflora</i> (Wahl.) Smith	1 ⁰	1	—	—	—	—
249	<i>C. rhynchophyssa</i> C. A. Mey.	—	—	—	—	—	1
250	<i>C. rostrata</i> Stokes	1	2	3	2	1	2
251	<i>C. rotundata</i> Wahlenb.	1 ⁰	1	1	—	—	—
252	<i>C. serotina</i> Merat	—	—	—	1	1	—
253	<i>C. tenuiflora</i> Wahlenb.	—	—	г	г	—	г
254	<i>C. vaginata</i> Taugch	—	—	—	—	1	2
255	<i>C. vesicaria</i> L.	—	—	2	—	—	2
Сем. LVII. Poaceae							
256	<i>Agrostis canina</i> L.	—	—	2	1	2	—
257	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	—	—	2	—	—	2
258	<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	—	—	—	—	—	1
259	<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	1	2	—	1	—
260	<i>C. phragmitoides</i> C. Hartm.	—	—	1	—	—	1
261	<i>C. stricta</i> (Timm) Koel.	—	—	г	—	—	—
262	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	—	—	2	—	1	1
263	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	—	—	1	—	1	2
264	<i>Festuca rubra</i> L.	—	—	—	—	1	—
265	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	—	—	2	—	—	—
266	<i>G. lithuanica</i> (Gorski) Gorski	—	—	г	—	—	г
267	<i>Hierochloë odorata</i> (L.) Beauv.	—	—	2	—	1	1
268	<i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur	—	—	—	—	—	1
269	<i>Melica nutans</i> L.	—	—	—	—	—	1

№ п/п	Семейство и вид	Типы участков					
		сфагновые, О	травяно-сфагновые, М	травяные, М и МЕ	травяно-типно-вые и травяные, Е	травяно-моховые, Е (ключевые)	древесно-моховые и древесно-травяные, М и Е
270	<i>Milium effusum</i> L.	—	—	—	—	—	1
271	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	г	2	2	2	2	2
272	<i>Nardus stricta</i> L.	—	г	—	—	1	—
273	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	—	—	2	—	—	1
274	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. et Steud.	г	1	2	2	1	2
275	<i>Poa subcaerulea</i> Smith	—	—	г	—	—	—
276	<i>P. palustris</i> L.	—	—	1	—	—	—
277	<i>P. remota</i> Forsell.	—	—	г	—	—	—
278	<i>P. trivialis</i> L.	—	—	1	—	1	—
	Сем. LVIII. <i>Araceae</i>						
279	<i>Calla palustris</i> L.	—	—	2	—	—	2
	Сем. LIX. <i>Sparganiaceae</i>						
280	<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest.	—	—	1	—	—	—
281	<i>S. minimum</i> Wallr.	—	—	2	2	—	—
	Сем. LX. <i>Typhaceae</i>						
282	<i>Typha angustifolia</i> L.	—	—	1	—	—	—
283	<i>T. latifolia</i> L.	—	—	1	—	—	—
	Всего	38	78	147	61	150	178

Примечание. Типы участков: О — олиготрофные, М — мезотрофные, Е — евтрофные. Встречаемость видов: г — очень редко, 1 — редко, 2 — довольно часто, 3 — обычно. °) — олиготрофные виды.

ТАБЛИЦА 2
Объем болотных флор отдельных регионов

Регион	Число видов	Источник
Карелия	283	Данные автора
Финляндия	287	Euroala et al., 1984
Северо-Запад РСФСР	320	Боч, 1986
Эстонская ССР	280	Трасс, 1986
Литовская ССР	183	Страздайте, 1982
Ярославское Поволжье	281	Горохова, 1976
Украинское Полесье	245	Вачурина, 1964
Центральное Черноземье	302	Хмелев, 1975
Верхнеангарская котловина	209	Поспеева, 1979
Тундровая зона СССР	205	Боч, 1986

Сравнение таксономического состава этих 3 болотных флор на уровне семейств показало еще более высокое их сходство (табл. 3).

Болотные флоры, являясь парциальными, в свою очередь значительно отличаются по таксономической структуре от региональных флор, в состав которых они входят. Так, в составе парциальных болотных флор значительно выше роль сем. *Salicaceae*, *Orchidaceae*, *Ericaceae* по сравнению с региональными бо-

ТАБЛИЦА 3

Число видов в наиболее распространенных семействах трех болотных флор и региональной флоры Карелии

Семейство	Болотная флора									Региональная флора Карелии (данные автора)		
	Карелия (данные автора)			Финляндия (Eurola et al., 1984)			Ярославское Поволжье (Горохова, 1976)					
	число видов	%	место	число видов	%	место	число видов	%	место	число видов	%	место
<i>Cyperaceae</i>	59	20.8	1	68	23.7	1	57	20.1	1	87	10.1	1
<i>Poaceae</i>	23	8.1	2	24	8.3	2	21	7.4	2	71	8.3	2
<i>Salicaceae</i>	15	5.3	3	15	5.3	3	12	4.3	5	24	2.8	9
<i>Orchidaceae</i>	14	5.0	4	13	4.5	4	15	5.3	3	23	2.7	10
<i>Rosaceae</i>	12	4.2	5	10	3.5	5—7	9	3.1	6—8	55	6.4	4
<i>Asteraceae</i>	10	3.5	6	10	3.5	5—7	14	5.0	4	67	7.9	3
<i>Ericaceae</i>	9	3.2	7	10	3.5	5—7	9	3.1	6—8	13	1.5	17
<i>Caryophyllaceae</i>	7	2.5	8—10	7	2.5	8	8	2.8	9—12	38	4.4	5
<i>Ranunculaceae</i>	6	2.1	11—13	5	1.7	12	8	2.8	9—12	37	4.4	6

реальными флорами, например, Карелии (табл. 3), и, наоборот, меньше участие *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*.

Парциальные флоры основных типов болотных участков. Списки растений, встречающихся на разных типах болот (олиготрофных, мезотрофных и евтрофных), имеются в работах многих авторов (Oswald, 1923; Герасимов, 1930; Тюремнов, 1949; Брадис, 1972; Лопатин, 1972, 1983; Сокол, 1978; Pakarinen, Ruuhijärvi, 1978; Eurola et al., 1984).

Мы разработали более дробную типологию болотных участков, охватывающих основные типы болотных экотопов с учетом их различий по трофности и условиям увлажнения. При этом элементы болотных комплексов (кочки, гряды, мочажины), резко различающиеся по условиям минерального питания и увлажнения, относятся к разным типам экотопов. Исходя из вышесказанного, мы выделили 6 типов болотных участков: а) сфагновые олиготрофные; б) травяно-сфагновые мезотрофные; в) травяные мезотрофные и мезоевтрофные; г) травяно-гишновые и травяные евтрофные; д) травяно-моховые евтрофные с жестководным (ключевым) питанием; е) древесные, древесно-травяные и древесно-моховые мезотрофные и евтрофные, состав флоры которых приводится в табл. 1.

Встречаемость видов растений по типам болотных участков (табл. 1, 4) дана по 4 градациям: очень редко, редко, довольно часто и обычно.

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов по встречаемости в парциальных флорах

Встречаемость	Типы болотных участков					
	олиготрофные сфагновые	мезотрофные сфагновые	мезотрофные травяные	евтрофные травяно-гишновые и травяные	евтрофные травяно-моховые (ключевые)	мезотрофные и евтрофные лесные
Очень редко — г	7	5	24	7	23	17
Редко — 1	10	42	55	26	85	92
Довольно часто — 2	5	25	53	21	41	61
Обычно — 3	16	6	15	7	1	8
Всего видов	38	78	147	61	150	178

В связи с ограниченным объемом в работе не дается характеристика редких видов и не освещаются вопросы их охраны. Этому вопросу в дальнейшем будет посвящена отдельная работа.

В первую группу объединяются все олиготрофные и дистрофные участки как безлесные, так и с древесным ярусом. Типичными для них являются 27 олиготрофных видов (табл. 1), из них 26 (кроме *Carex globularis*) считаются омбротрофными¹ и в Финляндии (Eugola et al., 1984).

В целом флора олиготрофных местообитаний насчитывает 38 видов (табл. 1), так как на них изредка произрастают некоторые виды с мезотрофной экологией, имеющие здесь угнетенное состояние (*Betula pubescens*, *Salix aurita*, *Carex rostrata*, *Dactylorhiza maculata* и др.). Широко распространенными (встречаемость 2 и 3 балла в табл. 1) на олиготрофных участках является 21 вид, а редкими — 17 (табл. 1, 4). При этом редкость вида в конкретных экотопах (табл. 4) не дает основания считать его вообще редким видом в регионе, так как он может быть широко распространен в других экотопах. Для олиготрофных болот Эстонии М. Kask (1982) указывает 43 вида, из них 36 являются общими с Карелией.

Виды мезотрофных и евтрофных местообитаний разделить довольно трудно, так как многие болотные растения имеют широкую экологическую амплитуду, причем их экология меняется в разных частях ареала, особенно на границах. Это усугубляется также отсутствием четких общепринятых критериев разграничения евтрофных и мезотрофных болот. При характеристике флоры болот Финляндии S. Eugola с соавторами (1984) указывают для евтрофных условий 122 вида сосудистых растений. При этом только 37 видов считаются чисто евтрофными. Соответственно для мезотрофных условий на болотах Финляндии выявлено 217 видов. В целом на минеротрофных² болотных участках Финляндии произрастает 276 видов. Для низинных болот Эстонии Х. Трасс (1986) указывает 230 видов, для переходных — 103. На болотах Украины в мезотрофных и евтрофных условиях встречается 274 вида (Брадис, Бачурина, 1969).

На мезотрофных и евтрофных болотных участках в Карелии произрастает всего 281 вид, из них 245 — только на них. Мезотрофные и евтрофные участки нами разделены на 5 типов (табл. 1). По флоре они значительно отличаются друг от друга.

Травяно-сфагновые мезотрофные участки имеют сплошной моховой покров (80—100 %), уровень грунтовых вод в них в течение вегетационного периода ниже поверхности мохового яруса. Эти участки бывают как безлесные, так и с редким ярусом сосны или березы (сомкнутость крон 0.1—0.2). Они представлены на болотных массивах как сплошными выделами, так и в виде кочек и гряд в комплексных фациях. Их флора небогата и насчитывает всего 78 видов, из них часто встречается только 31 вид (табл. 4).

Травяные мезотрофные и мезоевтрофные участки характерны для транзитных топей, приречных и приозерных болот. Сюда же относятся мочажины большинства аапа болот, развивающихся в условиях мягководного грунтового питания. Эти местообитания в течение длительного периода бывают залиты талыми и атмосферными водами, их торфяные залежи обычно имеют повышенную зольность. Однако относить их к евтрофному типу нельзя, так как высокая зольность торфов обычно обусловлена кремнеземом и окислами железа, а содержание СаО обычно невысокое (до 1 % на сухое вещество). Участки такого типа луговедами, как правило, рассматриваются как болотистые луга (Шенников, 1938) или болотные луга (Раменская, 1958), хотя они обычно имеют довольно мощную торфяную залежь и являются настоящими травяными болотами. В их флоре

¹ «Омбротрофный» (Du Rietz, 1954) соответствует термину «олиготрофный» советских авторов.

² Понятие «минеротрофный» объединяет мезотрофные и евтрофные условия (Du Rietz, 1954).

насчитывается 147 видов, из них 68 встречаются в этих условиях часто (табл. 4). Общими с мезотрофными травяно-сфагновыми участками являются 47 видов.

Евтрофные травяно-гиновые и травяные участки занимают топи и мочажины на болотах с жестководным грунтовым питанием в районах распространения основных и карбонатных пород. В связи с сильной обводненностью флора их небогата — 61 вид (табл. 1), но она довольно специфична и включает ряд редких видов, которые произрастают только на них и на ключевых болотах, объединенных в следующую группу.

Участки с вапорным и безнапорным жестководным грунтовым питанием встречаются на болотах Карелии довольно редко и они имеют обычно небольшие площади. Только в условиях тектонического рельефа среди основных и карбонатных пород развиваются низинные болота с ключевыми буграми, возвышающимися над поверхностью болота на 1—2 метра, флора которых очень специфична. В целом же болотные участки с ключевым жестководным питанием очень разнообразны по растительности: они могут быть как безлесными, так и с редким древостоем из ели сибирской, сосны, березы. В моховом покрове зеленые мхи сочетаются со сфагновыми (*Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*). Флора ключевых болот Карелии включает 150 видов (табл. 1), из них более 20 видов встречаются только на них (*Montia fontana*, *Stellaria uliginosa*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Cardamina amara*, *C. dentata*, *Saxifraga hirculus*, *S. aizoides*, *Parnassia palustris*, *Epilobium alsinifolium*, *E. davuricum*, *E. hornemannii* и др.). Болотные участки с ключевым и жестководным питанием в Финляндии объединяются под названием «letto», для их флоры указывается 129 видов (Eurola et al., 1984). Для евтрофных болот Эстонии «rich fen» приводится 157 видов (Kask, 1982).

Мезотрофные и евтрофные древесные, древесно-моховые и древесно-травяные участки с сомкнутостью древесного яруса от 0.2 и выше объединены в одну группу. Их флора наиболее богата и разнообразна, она насчитывает 178 видов.

ТАБЛИЦА 5

Сравнение участия географических групп видов в региональной флоре Карелии и парциальной флоре (ПФ) болот Карелии

Группа видов	Флора Карелии		ПФ болот Карелии	
	число видов	%	число видов	%
Широтные				
Арктические	21	2.4	1	0.3
Арктоальпийские	31	3.6	5	1.8
Гипоарктические	89	10.4	36	12.7
Бореальные	344	40.2	178	62.9
Бореально-неморальные и неморальные	101	11.8	22	7.8
Плуризональные	256	29.9	41	14.5
Эндемики Фенноскандии	15	1.7	—	—
Всего	857	100	283	100
Долготные				
Циркумполярные	271	31.6	131	46.3
Евразийские	358	41.8	113	39.9
Европейские	162	18.9	30	10.6
Амфиатлантические	40	4.7	7	2.5
Космополиты	11	1.3	2	0.7
Эндемики Фенноскандии	15	1.7	—	—
Всего	857	100	283	100

В то же время она наименее специфична для болот, так как в облесенных участках значительно участие в растительном покрове лесных видов, произрастающих здесь на приствольных и других повышениях. Лесные болота Финляндии объединяются под названием «kogri», их флора включает 164 вида, причем общими для лесных болот Карелии и «kogri» являются 146 видов. Несколько меньший видовой состав «kogri» объясняется отсутствием в списке их флоры ряда видов, типичных для лесных болот (*Pinus sylvestris*, *Linnaea borealis*, *Carex dioica*, *C. lasiocarpa* и др.). Флора минеротрофных облесенных болот Эстонии включает 222 вида (Kask, 1982).

Географический анализ флоры. Географический анализ современной флоры Карелии и Мурманской обл. выполнен М. Л. Раменской (1983). Он показал, что формирование флоры региона в послеледниковый период происходило путем миграции видов из рефугиумов, расположенных к югу, востоку и северу от территории республики. При анализе флоры болот Карелии использованы широтные и долготные группы видов в трактовке Раменской (1983) и проведено сравнение роли этих групп видов в региональной флоре Карелии и парциальной флоре болот (табл. 5).

Установлено преобладание во флоре болот бореальных видов (62,9 %), что в целом характерно для флор таежной зоны (Толмачев, 1974), в том числе и болотных (Богдановская-Гиенэф, 1946). При этом роль бореальных видов на болотах значительно выше, чем в региональной флоре Карелии. Это объясняется более холодными и суровыми условиями на болотах, что подтверждается и несколько большей ролью здесь гипоарктических видов (табл. 5). В свою очередь участие более теплолюбивых неморальных и плюризональных видов на болотах значительно меньше, причем они приурочены в основном к лесным болотам, флора которых малоспецифична.

Богдановская-Гиенэф (1946) указывает на преобладание во флоре бореальных болот Евразии северо-восточноазиатских видов. Этот вывод правомерен и для болот Карелии, так как в составе их флоры на европейские и амфиатлантические виды приходится соответственно 10,6 и 2,5 %, а основную ее массу составляют циркумполярные (46,3 %) и евразийские (39,9 %) виды, причем доля 2 последних групп на болотах значительно выше, чем в региональной флоре (табл. 5). Из космополитных видов на болотах произрастают только 2 (*Phragmites australis*, *Hippuris vulgaris*), ни один из 15 эндемичных таксонов (видов и подвидов) Восточной Фенноскандии, произрастающих в Карелии, не встречается на болотах.

ЛИТЕРАТУРА

- Бачурина А. Ф. Торфяные болота Украинского Полесья. Киев: Наук. думка, 1964. 208 с. — Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425—468. — Боч М. С. Флористический анализ болот // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1986. С. 21—30. — Бродис Е. М. Растительный покров болот как показатель типа по условиям питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 29—38. — Бродис Е. М., Бачурина А. Ф. Болота УССР. Киев: Наук. думка, 1969. 242 с. — Герасимов Д. А. Генетическая классификация видов торфа // Торфяное дело. 1930. № 12. С. 33—37. — Горюхова В. В. Флора болот Ярославского Поволжья // Функциональные и геоботанические исследования растительности. Ярославль: Изд-во Ярослав. пед. ин-та, 1976. С. 69—83. — Лопатин В. Д. Принципы установления границ переходных болот по растительному покрову и задачи дальнейших исследований по диагностике типов болот по растительности // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 22—28. — Лопатин В. Д. Экологические ряды растительности болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 5—38. — Поспелова И. Л. К характеристике флоры болот Верхнеангарской котловины // Кормовые угодья и леса Средней Сибири и Забайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1979. С. 157—165. — Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1958. 460 с. — Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1960. 485 с. — Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии.

Ж.: Наука, 1983. 216 с. — *Сокол А. П.* Растительность болот как индикатор химического состава верхних слоев торфа (на примере болот Печеро-Илычского заповедника): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 30 с. — *Страздайте Ю. Ю.* Хорологические группы видов болотных растений Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Сер. В, Биол. науки. 1982. Т. 3 (79). С. 10—16. — *Толмачев Л. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Трасс Х. Х.* Флора и растительность низинных болот Западной Эстонии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1955. 24 с. — *Трасс Х. Х.* Антропогенная динамика низинно-болотной флоры и растительности в Западной Эстонии // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1986. С. 32—43. — *Тюремнов С. Н.* Торфяные месторождения и их разведка. 2-е изд. М.; Л.: Госэнергоиздат, 1949. 464 с. — *Флора европейской части СССР*. Т. I—VI. Л.: Наука. 1974—1987. — *Хмелев К. Ф.* Типы болот Центрального Черноземья: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Воронеж, 1975. 38 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. Л., 1934. Вып. 4. 376 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* Луговая растительность // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 429—747. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 47—66. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 242—266. — *Du Rietz G. E.* Die Mineralbodenwasserteigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der Nord- und Mitteleuropäischen Moore // Vegetatio. 1954. N 5—6. S. 571—585. — *Eurola S., Hicks S., Kaakinen E.* Key to Finnish mire types // European mires. London, 1984. P. 12—117. — *Kask M.* A list of vascular plants of Estonian peatlands // Peatland ecosystems. Tallinn: Valgus, 1982. P. 39—49. — *Oswald H.* Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Svenska Växtsociol. Sällskapet's Handl. Upsala. 1923. N 1. 423 s. — *Pakarinen P., Puuhijärvi R.* Ordination of northern Finnish peatland vegetation with factor analysis and related averaging // Ann. Bot. Fennici. 1978. Vol. 15, N 3. P. 147—157. — *Retkeilykasvio*. T. L. Hämet-Ahti. Helsinki: Suomen Luonnonsuojelun Tuhi Oy, 1984. 554 s.

Институт биологии Карельского
филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 22 IV 1988.

S U M M A R Y

Flora of the Karelian mires consists of 283 vascular plant species which refer to 141 genera from 60 families. It represents the union of partial floras of six main types of mire ecotopes (sites) classified in terms of moisture conditions and mineral nutrition. Partial floras of each type of mire ecotopes differ in composition and occurrence of the species, their role in the plant cover. Geographical analysis of mire flora has shown the predominance of boreal species in its composition (62.9 %), their role being more significant than in the regional flora of Karelia. In longitudinal groups circumpolar (46.3 %) and Eurasian (39.9 %) species are of prime importance.

УДК 581.9(571.651)

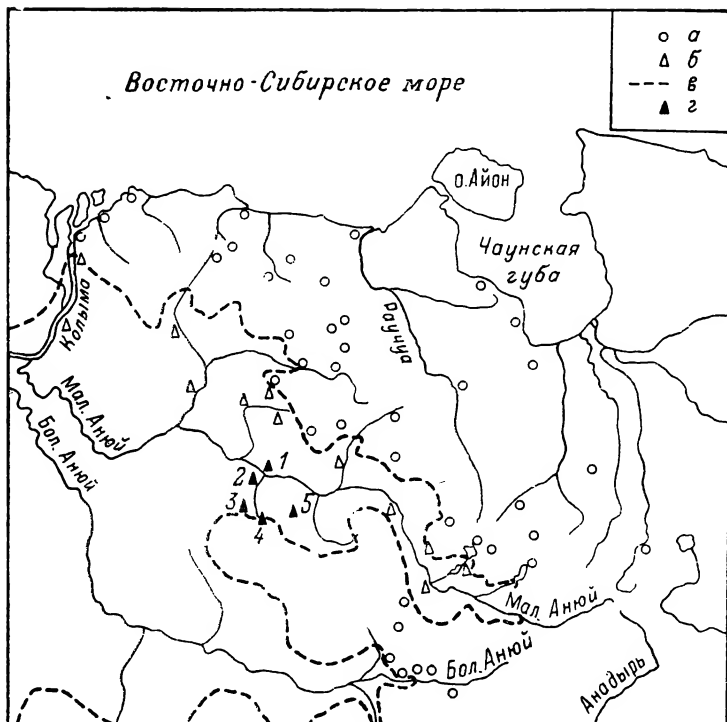
Т. М. Заславская, В. В. Петровский

К ФЛОРЕ СЕВЕРНЫХ ОТРОГОВ АНЮЙСКОГО ХРЕБТА
(ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)T. M. ZASLAVSKAYA, V. V. PETROVSKY. ON THE FLORA OF THE NORTHERN
SPURS OF THE ANYUYSKY MOUNTAIN RANGE (WEST CHUKOTKA)

Приводится и анализируется состав региональной флоры Тополёвско-Эломбальской горной группы, расположенной в северо-западной части Анюйского хребта, в полосе горной лесотундры и насчитывающей 325 видов, относящихся к 47 семействам и 140 родам. На основе изучения пяти конкретных флор, составляющих данную региональную флору, выявлены тенденции флористической дифференциации, обсуждаются причины, ее обусловившие. Авторы полагают, что в данном районе проходит граница между Арктической и Бореальной флористическими областями.

Продолжая исследование флоры анюйских тундр, авторы посетили ряд пунктов в лесотундровой части нагорья в среднем течении р. Малый Анюй, преимущественно на его левобережье (см. рисунок). Исследованный район расположен в северо-западной части Анюйского хребта, который здесь резко переходит в систему невысоких, разделенных низинами горных групп, почти не связанных в единую цепь. На участке Тополёвско-Эломбальской горной группы (ТЭГГ), прилегающей к долине р. Малый Анюй, наиболее широко развиты низкорослые и холмисто-увалистые типы рельефа, абсолютные отметки высот в пределах которых составляют 300—900 м, а относительные превышения над днищами долин — 100—400 м. Наиболее крупное поднятие в этом районе — массив горы Эломбал — достигает 1056 м над ур. м. Состав горных пород в основном довольно однообразен — большая часть территории сложена толщами триасовых песчаников, алевролитов и сланцев, прорванными интрузиями кварцевых диоритов, габбро-диоритов и гранит-порфиров. Исключение составляет лишь район ручья Полярного, где породы триасового возраста отсутствуют, распространены верхнеюрские эффузивы кислого и основного состава, вулканиды основного и умеренно-кислого состава с пластами известняков, отдельные тела диабазов и базальтов. Вероятно, этим обстоятельством и объясняется несколько большее флористическое богатство этого пункта по сравнению с другими. Наши наблюдения при обследовании различных районов Анюйского нагорья показали, кроме того, что более высокое видовое богатство флор отмечается на территориях, где проходят крупные разломы и зоны контакта горных пород различного происхождения (или основности). Иллюстрацией этого может служить район низовий реки Тополёвки-1, где расположен узел пересечения разломов глубинного заложения и отмечено заметно большее флористическое разнообразие.

Климат района континентальный, с умеренно теплым летом и суровой снежной зимой. Согласно данным метеостанции пос. Островного, расположенного в 60 км западнее исследованной территории, среднемесячные температуры наиболее холодных месяцев составляют $-33\div-36^{\circ}\text{C}$, а наиболее теплых $12-13^{\circ}\text{C}$.



Картограмма расположения исследованных пунктов в Тополёвско-Бломбальской горной группе.

а — пункты, в которых проводились флористические исследования в тундровой части нагорья; *б* — в лесотундровой части Анюйского нагорья; *в* — граница леса (лиственничных редколесий); *з* — пункты, в которых изучены конкретные флоры: 1 — окрестностей горы Сигнал, 2 — низовий р. Тополёвки-1, 3 — верховий ручья Полярного, 4 — верховий ручья Зеленого, 5 — окрестностей горы Эломбал.

Несмотря на очень малое количество осадков (189 мм в год), заболоченные участки довольно широко распространены (на пологих склонах и днищах речных долин, меньше — на плоских вершинах холмов и невысоких гряд) в низовьях р. Тополёвки-1 и в окрестностях горы Сигнал, а на остальных более высоких территориях занимают менее трети площади.

Верхняя граница леса, образованная лиственницей и кедровым стлаником, проходит здесь на высоте 400—500 м над ур. м., а обширные пространства выше этой границы, составляющие почти половину всей площади района, заняты различными вариантами тундр, среди которых преобладают щепнистые кустарничковые (на средних высотных уровнях) и мохово-лишайниковые и лишайниковые тундры (в верхнем поясе гор). Лесные сообщества (лиственничные редколесья, ивово-чозениевые и ивово-тополёвые рощи) распространены только в долинах крупных рек (Тополёвка-1, Малый Ануй), в остальных обследованных пунктах рощи отсутствуют, а небольшие островки и полосы редколесий занимают наиболее благоприятные экотопы на днищах горных долин и теплых склонах сопок. По преобладающей растительности районы низовий р. Тополёвки-1 и окрестности горы Сигнал можно отнести к гольцово-таежным территориям, а территории остальных трех КФ — к лесотундровым. В целом район ТЭГГ может быть охарактеризован как горная лесотундровая территория, флора которой вполне типична для Анюйского нагорья по составу видов, но имеет и ряд особенностей. Ниже приводится сводный список пяти конкретных флор (КФ), обследованных в этом районе, составляющих региональную флору ТЭГГ (табл. 1).

Видовой состав конкретных флор Топольско-Эломбальской горной группы

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. Зе- леный	гора Эломбал
1	<i>Woodsia glabella</i> R. Br.	—	—	+	—	—
2	<i>W. ilvensis</i> (L.) R. Br.	—	+	+	+	—
3	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	—	—	+	—	—
4	<i>Gymnocarpium continentale</i> (Petr.) Pojark.	+	—	—	—	—
5	<i>Dryopteris fragrans</i> (L.) Schott	+	—	+	+	+
6	<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	—	+	+	—	—
7	<i>Equisetum arvense</i> L. subsp. <i>boreale</i> (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+
8	<i>E. fluviatile</i> L.	—	—	—	—	—
9	<i>E. scirpoides</i> Michx.	—	—	+	+	—
10	<i>E. variegatum</i> Schleich.	+	+	—	—	—
11	<i>Lycopodium pungens</i> La Pyl	+	+	+	—	+
12	<i>L. selago</i> L. subsp. <i>arcticum</i> (Grossh.) Tolm.	+	+	+	+	+
13	<i>Selaginella sibirica</i> (Milde) Hieron	+	+	+	+	+
14	<i>Larix cajanderi</i> Mayr	+	+	+	+	+
15	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel	+	+	+	+	—
16	<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	+	—	+	—	—
17	<i>Sparganium minimum</i> Hill.	—	+	—	—	—
18	<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
19	<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	—	+	+	—	—
20	<i>A. aequalis</i> Sobol. subsp. <i>aristulatus</i> (Michx.) Tzvel.	—	+	—	—	—
21	<i>A. glaucus</i> Less.	+	+	—	—	—
22	<i>Arctagrostis arundinacea</i> (Trin.) Beal.	—	+	+	+	+
23	<i>A. latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	—	+	—	+	+
24	<i>Agrostis anadyrensis</i> Socz.	—	+	—	—	—
25	<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	—	+	—	—	+
26	<i>C. langsdorffii</i> (Link.) Trin.	+	+	+	—	—
27	<i>C. lapponica</i> (Wahl.) C. Hartm.	+	+	+	+	+
28	<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	+	—	—	—
29	<i>C. purpurascens</i> R. Br.	+	—	+	—	—
30	<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	—	+	+	—	—
31	<i>Deschampsia glauca</i> Hartm.	—	+	—	—	—
32	<i>D. sukatschewii</i> (Popl.) Roshev.	+	+	—	—	—
33	<i>Trisetum molle</i> (Michx.) Kunth	—	+	—	—	—
34	<i>T. spicatum</i> (L.) Richt. s. str.	+	+	+	+	+
35	<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.	+	—	—	—	—
36	<i>Pleuropogon sabiniei</i> R. Br.	—	+	—	—	—
37	<i>Poa arctica</i> R. Br.	+	+	+	+	+
38	<i>P. glauca</i> Vahl s. l.	+	+	+	+	+
39	<i>P. pratensis</i> L.	+	+	+	—	—
40	<i>P. sibirica</i> Roshev.	—	+	+	—	—
41	<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anderss.	+	+	—	—	—
42	<i>Festuca altaica</i> Trin.	+	+	+	+	+
43	<i>F. auriculata</i> Drob.	—	—	+	+	+
44	<i>F. brachyphylla</i> Schult. et Schult. f.	+	+	+	+	+
45	<i>F. lenensis</i> Drob.	—	—	—	+	—
46	<i>Bromus pumpellianus</i> Scribn.	+	+	+	—	—
47	<i>Elytrigia jacutorum</i> (Nevski) Nevski	+	—	—	—	—
48	<i>Roegneria confusa</i> (Roshev.) Nevski	+	+	—	—	—
49	<i>R. macroura</i> (Turcz.) Nevski	+	—	—	—	—
50	<i>R. scandica</i> Nevski	—	+	—	—	—
51	<i>R. villosa</i> V. Vassil.	—	+	—	—	—
52	<i>Leymus interior</i> (Hult.) Tzvel.	+	—	—	—	—
53	<i>Eriophorum callitrix</i> Cham. ex C. A. Mey.	—	+	+	+	—
54	<i>E. polystachyon</i> L.	+	+	+	+	+
55	<i>E. scheuchzeri</i> Hoppe	+	+	—	+	—
56	<i>E. triste</i> (Th. Fries) Hadač	—	+	+	+	+
57	<i>E. vaginatum</i> L.	+	+	+	+	+

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. Зе- леный	гора Эломбал
58	<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori et Paul.	—	+	+	+	+
59	<i>K. simpliciuscula</i> (Wahl.) Mackenz.	—	—	+	—	—
60	<i>Carex atrofusca</i> Schkuhr	—	+	+	+	—
61	<i>C. bonanzensis</i> Britt.	—	+	—	—	—
62	<i>C. caespitosa</i> L.	—	—	—	—	—
63	<i>C. eleusinoides</i> Turcz. ex Kunth.	—	+	+	—	—
64	<i>C. fuscidula</i> V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+
65	<i>C. glacialis</i> Mackenz.	—	—	+	+	—
66	<i>C. globularis</i> L.	+	+	+	—	—
67	<i>C. gynocrates</i> Wormsk.	—	—	+	—	—
68	<i>C. lugens</i> H. T. Holm.	+	+	+	+	+
69	<i>C. melanocarpa</i> Cham. ex Trautv.	+	+	+	+	+
70	<i>C. misandra</i> R. Br.	—	+	+	+	+
71	<i>C. norvegica</i> Retz.	+	—	+	—	—
72	<i>C. pediformis</i> C. A. Mey.	—	—	+	+	+
73	<i>C. podocarpa</i> R. Br.	—	+	+	+	+
74	<i>C. rostrata</i> Stokes	—	+	—	—	—
75	<i>C. rotundata</i> Wahl.	—	—	—	—	+
76	<i>C. rupestris</i> Bell. ex All.	—	+	+	+	+
77	<i>C. saxatilis</i> L. subsp. <i>laxa</i> (Trautv.) Kalela	—	+	+	+	—
78	<i>C. scirpoidea</i> Michx.	+	+	+	+	+
79	<i>C. stans</i> Drej.	+	+	—	+	+
80	<i>C. tenuiflora</i> Wahl.	—	+	—	—	—
81	<i>C. tripartita</i> All.	—	+	+	+	+
82	<i>C. vaginata</i> Tausch. subsp. <i>quasivaginata</i> (Clarke) Malysch.	+	+	+	+	+
83	<i>C. williamsii</i> Britt.	—	—	+	+	+
84	<i>Juncus biglumis</i> L.	+	+	+	+	+
85	<i>J. leucochlamys</i> Zing. ex V. Krecz.	—	+	+	+	—
86	<i>J. triglumis</i> L.	—	+	+	—	+
87	<i>Luzula confusa</i> Lindb.	+	+	+	+	+
88	<i>L. multiflora</i> (Retz.) subsp. <i>kjellmanniana</i> (Miyabe et Kudo) Tolm.	+	+	+	+	—
89	<i>L. nivalis</i> (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+
90	<i>L. parviflora</i> (Ehrh.) Desv. s. str.	—	—	—	+	+
91	<i>L. rufescens</i> Fisch.	—	+	+	+	+
92	<i>L. tundricola</i> Gorodk. ex V. Vassil.	—	—	—	—	+
93	<i>L. wahlenbergii</i> Rupr.	—	—	+	—	+
94	<i>Tofieldia coccinea</i> Richards.	—	+	+	+	+
95	<i>T. pusilla</i> (Michx.) Pers.	—	—	+	+	—
96	<i>Veratrum oxysepalum</i> Turcz.	—	+	+	+	—
97	<i>Allium strictum</i> Schrad.	+	+	—	—	—
98	<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.	—	+	+	—	+
99	<i>Smilacina trifolia</i> (L.) Desf.	—	+	—	—	—
100	<i>Populus suaveolens</i> Fisch.	+	+	—	—	—
101	<i>P. tremula</i> L.	+	—	—	—	—
102	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Skvorts.	+	+	—	—	—
103	<i>Salix anadyrensis</i> Flod.	+	+	+	+	+
104	<i>S. bebbiana</i> Sarg.	+	+	—	—	—
105	<i>S. boganidensis</i> Trautv.	+	+	+	+	—
106	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	—	—	—	—	+
107	<i>S. glauca</i> L.	+	+	+	+	+
108	<i>S. hastata</i> L.	+	+	+	+	—
109	<i>S. krylovii</i> E. Wolf	—	+	+	+	+
110	<i>S. lanata</i> L. subsp. <i>richardsonii</i> (Hook.) A. Skvorts.	—	—	+	—	—
111	<i>S. myrtilloides</i> L.	+	+	—	—	—
112	<i>S. phlebophylla</i> Anderss.	—	+	+	+	+
113	<i>S. polaris</i> Wahlenb.	—	—	+	+	+
114	<i>S. pseudopentandra</i> Flod.	—	+	—	—	—

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. Зе- леный	гора Эломбал
115	<i>S. pulchra</i> Cham.	+	+	+	+	+
116	<i>S. recurvigemma</i> A. Skvorts.	—	—	+	+	—
117	<i>S. reticulata</i> L.	—	+	+	+	+
118	<i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+	+
119	<i>S. schwerinii</i> E. Wolf	+	+	—	—	—
120	<i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts.	+	+	+	+	+
121	<i>S. tschuktschorum</i> A. Skvorts.	+	+	+	+	+
122	<i>Betula exilis</i> Sukacz.	+	+	+	+	+
123	<i>B. extremiorientalis</i> Kuzen. et V. Vassil.	—	—	+	—	—
124	<i>B. extremiorientalis</i> × <i>B. middendorffii</i>	—	—	+	—	—
125	<i>B. middendorffii</i> Trautv. et C. A. Mey.	+	+	+	+	+
126	<i>B. platyphylla</i> Sukacz.	+	—	—	—	—
127	<i>Alnus fruticosa</i> Rupr.	+	+	+	+	+
128	<i>Urtica angustifolia</i> Fisch. ex Hornem.	+	+	+	—	—
129	<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	—	—	+	+	+
130	<i>Rumex graminifolius</i> Lamb. s. str.	+	—	—	—	—
131	<i>Polygonum bistorta</i> L. subsp. <i>ellipticum</i> (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+
132	<i>P. humifusum</i> Pall.	—	—	—	—	+
133	<i>P. laxmannii</i> Lepech.	—	—	+	+	+
134	<i>P. tripterocarpum</i> A. Gray.	+	+	+	+	+
135	<i>P. viviparum</i> L.	+	+	+	+	+
136	<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
137	<i>Montia lamprosperma</i> Cham.	—	+	—	—	—
138	<i>Stellaria ciliatosepala</i> Trautv.	+	+	+	+	+
139	<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	—	+	—	—	—
140	<i>S. fischeriana</i> Sér.	+	—	—	—	—
141	<i>S. longipes</i> Goldie s. l.	—	+	—	—	—
142	<i>S. monantha</i> Hult.	—	+	—	—	—
143	<i>S. peduncularis</i> Bunge	+	+	+	—	+
144	<i>Cerastium beeringianum</i> Cham. et Schlecht. s. str.	—	+	+	—	—
145	<i>Sagina intermedia</i> Fenzl	—	+	—	—	—
146	<i>Minuartia biflora</i> (L.) Schinz. et Thell.	—	—	+	+	+
147	<i>M. macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.	+	—	+	+	+
148	<i>M. obtusiloba</i> (Rydb.) Hause s. l.	+	+	+	+	+
149	<i>M. rubella</i> (Wahl.) Hiern.	—	+	+	—	+
150	<i>M. stricta</i> (Sw.) Hiern.	—	—	+	—	—
151	<i>Arenaria capillaris</i> Poir.	—	—	+	+	+
152	<i>A. tschuktschorum</i> Regel	+	+	+	+	+
153	<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl	+	+	—	—	—
154	<i>Wilhelmsia physodes</i> (Sér.) McNeil	+	+	—	—	—
155	<i>Silene stenophylla</i> Ledeb.	—	+	+	+	+
156	<i>S. repens</i> Ratr.	—	+	+	—	—
157	<i>Gastrolychnis affinis</i> (J. Vahl) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	—
158	<i>G. angustiflora</i> Rupr. subsp. <i>tenella</i> (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	+	+	—	—	—
159	<i>G. apetala</i> (L.) Tolm. et Kozhan.	—	—	+	—	+
160	<i>Dianthus repens</i> Willd.	—	—	+	+	+
161	<i>Caltha arctica</i> R. Br.	—	+	—	—	—
162	<i>Delphinium middendorffii</i> Trautv.	—	—	+	—	—
163	<i>Aconitum productum</i> Reichenb.	—	+	+	+	+
164	<i>Anemone richardsonii</i> Hook.	—	+	+	+	+
165	<i>A. sibirica</i> L.	+	+	+	+	+
166	<i>Pulsatilla dahurica</i> (Fisch. ex DC.) Spreng.	—	+	—	—	—
167	<i>P. multifida</i> (G. Pritz.) Juz.	+	+	+	+	+
168	<i>Ranunculus affinis</i> R. Br.	—	+	—	—	—
169	<i>R. gmelinii</i> DC. §	+	+	—	—	—
170	<i>R. lapponicus</i> L.	+	+	+	+	—

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. Зс- леный	гора Эломбал
171	<i>R. nivalis</i> L.	—	—	+	+	—
172	<i>R. pygmaeus</i> Wahlenb.	—	—	+	—	—
173	<i>Thalictrum alpinum</i> L.	—	—	+	+	+
174	<i>Papaver microcarpum</i> DC. subsp. <i>czekanow- skii</i> (Tolm.) Tolm.	—	—	—	+	+
175	<i>P. lapponicum</i> (Tolm.) Nordh. subsp. <i>ori- entale</i> Tolm.	—	—	+	—	—
176	<i>P. paucistaminum</i> Tolm. et Petrovsky	—	—	+	+	—
177	<i>Dicentra peregrina</i> (Rudolf.) Makino	+	+	+	+	+
178	<i>Corydalis arctica</i> M. Pop.	—	+	+	+	—
179	<i>C. sibirica</i> (L. f.) Pers.	—	+	—	—	—
180	<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.	—	—	+	+	+
181	<i>Erysimum hieracifolium</i> L.	+	+	—	—	—
182	<i>E. pallasii</i> (Pursh) Fern.	+	+	+	+	+
183	<i>Barbarea orthoceras</i> Ledeb.	—	+	—	—	—
184	<i>Rorippa barbareifolia</i> (DC.) Kitagawa	+	—	—	—	—
185	<i>R. palustris</i> (L.) Besser	+	—	—	—	—
186	<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	+	+	+	+	+
187	<i>C. pratensis</i> L. subsp. <i>angustifolia</i> (Hook.) O. E. Schulz	+	+	—	—	—
188	<i>Arabis umbrosa</i> Turcz.	+	+	—	—	—
189	<i>Parrya nudicaulis</i> (L.) Regel	+	+	+	+	+
190	<i>Ermania parryoides</i> Cham.	—	+	+	—	+
191	<i>Draba cinerea</i> Adams	+	—	+	+	+
192	<i>D. hirta</i> L.	—	+	+	—	+
193	<i>D. nivalis</i> Liljebl.	—	+	+	+	+
194	<i>D. parvisiliquosa</i> Tolm.	—	—	—	+	—
195	<i>D. pauciflora</i> R. Br.	—	—	+	+	—
196	<i>D. pilosa</i> DC.	—	—	+	—	—
197	<i>D. pseudopilosa</i> Pohle	—	—	+	+	—
198	<i>Sedum aizoon</i> L. subsp. <i>kamtschaticum</i> (Fisch.) Hult.	+	—	—	—	—
199	<i>Parnassia palustris</i> L. subsp. <i>neogaea</i> (Fern.) Hult.	—	+	+	+	—
200	<i>Saxifraga cernua</i> L.	—	+	—	—	+
201	<i>S. davurica</i> Willd. s. str.	—	—	—	—	+
202	<i>S. foliolosa</i> R. Br.	—	+	+	+	+
203	<i>S. funstonii</i> (Small) Fedde	—	+	+	+	+
204	<i>S. hieracifolia</i> Waldst. et Kit.	—	—	+	+	—
205	<i>S. hirculus</i> L.	—	+	+	+	—
206	<i>S. helsoniana</i> D. Don	+	+	+	+	+
207	<i>S. nivalis</i> L.	—	—	+	+	+
208	<i>S. punctata</i> L.	—	—	—	—	+
209	<i>S. tenuis</i> (Wahlenb.) H. Smith	—	—	+	+	—
210	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	—	+	—	+	—
211	<i>Ribes triste</i> Pall.	+	+	+	+	+
212	<i>Spiraea beauverdiana</i> Schneid.	+	+	+	+	+
213	<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+	+	+	+
214	<i>R. chamaemorus</i> L.	+	+	+	+	+
215	<i>R. sachalinensis</i> Lévl.	+	+	—	—	—
216	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz	—	+	+	+	+
217	<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	—	—	—
218	<i>Potentilla arenosa</i> (Turcz.) Juz.	+	+	—	—	—
219	<i>P. crebridens</i> Juz. subsp. <i>hemicyrophila</i> Jurtz.	—	+	+	+	+
220	<i>P. elegans</i> Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
221	<i>P. nivea</i> L. subsp. <i>mischkinii</i> (Juz.) Jurtz.	—	+	+	+	—
222	<i>P. stipularis</i> L.	+	+	+	—	—
223	<i>P. uniflora</i> Ledeb.	+	+	+	+	+
224	<i>Novosieversia glacialis</i> (Adams) F. Bolle	—	+	+	+	—

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. Зе- леный	гора Эломбал
225	<i>Dryas incisa</i> Juz. s. str.	—	—	+	+	—
226	<i>D. incisa</i> var. <i>cana</i> Jurtz.	—	—	+	—	—
227	<i>D. incisa</i> × <i>D. punctata</i>	—	—	—	+	—
228	<i>D. punctata</i> Juz. s. str.	+	+	+	+	+
229	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	—	+	+	—	+
230	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+	+	+	+	+
231	<i>Astragalus alpinus</i> L. s. str.	—	+	—	—	—
232	<i>A. frigidus</i> (L.) A. Gray subsp. <i>parviflorus</i> (Turcz.) Hult.	—	+	+	—	—
233	<i>A. kolymensis</i> Jurtz.	+	+	+	+	—
234	<i>A. schelichovii</i> Turcz.	+	+	—	+	—
235	<i>Oxytropis czukotica</i> Jurtz.	—	+	+	+	+
236	<i>O. ochotensis</i> Bunge	+	+	+	+	—
237	<i>O. semiglobosa</i> Jurtz.	+	—	+	—	+
238	<i>O. vassilczenkoi</i> Jurtz. s. str.	—	—	—	+	—
239	<i>Hedysarum dasycarpum</i> Turcz.	—	—	+	—	—
240	<i>H. hedysaroides</i> (L.) Schinz. et Thell. subsp. <i>tschuktschorum</i> Jurtz.	+	+	+	+	+
241	<i>Vicia macrantha</i> Turcz. ex Jurtz.	+	—	—	—	—
242	<i>Lathyrus palustris</i> L. subsp. <i>pilosus</i> (Cham.) Hult.	—	+	—	—	—
243	<i>Empetrum subholarcticum</i> V. Vassil.	+	+	+	+	+
244	<i>Viola epipsiloides</i> Löve et D. Löve	—	+	—	—	—
245	<i>Epilobium arcticum</i> Samuels.	—	+	+	—	—
246	<i>E. davuricum</i> Fisch.	—	+	+	—	—
247	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	+	+	+	+	+
248	<i>C. latifolium</i> (L.) Holub	+	+	+	+	+
249	<i>Hippuris vulgaris</i> L.	+	+	—	—	—
250	<i>Bupleurum triradiatum</i> Adams ex Hoffm.	—	—	+	—	+
251	<i>Phlojodicarpus villosus</i> (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.	—	—	+	+	+
252	<i>Pyrola grandiflora</i> Radius	+	+	+	+	+
253	<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
254	<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd ex Steud.	—	+	+	—	+
255	<i>Rhododendron parvifolium</i> Adams	—	—	+	—	+
256	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	+	+	+	+	+
257	<i>Andromeda polifolia</i> L. subsp. <i>pumila</i> V. Vinograd.	+	+	+	+	+
258	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	+	+	—	—	—
259	<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu	+	+	+	+	+
260	<i>A. erythrocarpa</i> Small	—	+	+	+	—
261	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. subsp. <i>minus</i> (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+
262	<i>V. uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.	+	+	+	+	+
263	<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	—	+	+	+	+
264	<i>Diapensia obovata</i> (Fr. Schmidt) Nakai	—	—	+	—	+
265	<i>Trientalis europaea</i> L. s. str.	—	+	—	—	+
266	<i>Androsace chamaejasme</i> Wulfen subsp. <i>arctisibirica</i> Korobkov	—	—	+	+	+
267	<i>A. ochotensis</i> Willd. ex Roem. et Schult.	—	+	+	+	+
268	<i>A. septentrionalis</i> L.	+	+	+	—	—
269	<i>Gentiana algida</i> Pall.	—	—	+	—	+
270	<i>G. barbata</i> Froel.	—	—	+	—	—
271	<i>G. glauca</i> Pall.	—	—	—	—	+
272	<i>G. tenella</i> Rottb.	—	+	—	—	—
273	<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. et Schult.	—	+	+	—	—
274	<i>P. boreale</i> Adams	+	—	—	—	—
275	<i>P. campanulatum</i> (Th. Fries) Lindb. f.	—	+	—	—	—

№ п/п	Вид	Название конкретной флоры				
		гора Сигнал	р. Топо- лёвка-1	руч. По- лярный	руч. За- лесный	гора Эломбал
276	<i>Dracocephalum palmatum</i> Steph. ex Willd.	+	+	+	+	+
277	<i>Thymus oxyodonthus</i> Klok.	+	—	—	—	—
278	<i>Lagotis glauca</i> Gaertn. subsp. <i>minor</i> (Willd.) Hult.	—	—	+	+	+
279	<i>Castilleja rubra</i> (Drob.) Rebr.	+	+	—	—	—
280	<i>Pedicularis alopécuroides</i> Stev. ex Spreng.	+	+	+	+	+
281	<i>P. amoena</i> Adams	—	+	+	+	+
282	<i>P. labradorica</i> Wirsing	+	+	+	+	+
283	<i>P. lapponica</i> L.	+	+	+	+	+
284	<i>P. oederi</i> Vahl	—	+	+	+	+
285	<i>P. sceptrum-carolinum</i> L.	—	+	—	—	—
286	<i>P. sudetica</i> Willd. subsp. <i>gymnostachya</i> (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky	—	+	—	+	—
287	<i>P. tristis</i> L.	—	—	+	—	—
288	<i>Pinguicula villosa</i> L.	—	+	+	+	+
289	<i>Galium boreale</i> L.	+	+	+	—	+
290	<i>G. densiflorum</i> Ledeb.	+	—	—	—	—
291	<i>Linnaea borealis</i> Gronov. ex L.	+	+	+	—	+
292	<i>Adoxa moschatellina</i> L.	—	+	—	—	—
293	<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link	+	+	+	+	+
294	<i>Aster alpinus</i> L.	—	—	+	+	—
295	<i>A. sibiricus</i> L.	+	—	—	—	—
296	<i>Erigeron acris</i> L. (<i>E. politus</i> Fries)	+	+	+	—	—
297	<i>Antennaria friesiana</i> (Trautv.) Ekman	+	+	+	+	+
298	<i>Dendranthema mongolicum</i> (Ling) Tzvel.	—	—	+	—	—
299	<i>Tanacetum boreale</i> Fisch. ex DC.	+	+	—	—	—
300	<i>Artemisia arctica</i> Less. subsp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov	+	+	+	+	+
301	<i>A. glomerata</i> Ledeb.	—	—	+	—	+
302	<i>A. gmelinii</i> Web. ex Stechm. subsp. <i>scheludjakoviae</i> Korobkov	+	—	—	—	—
303	<i>A. furcata</i> Bieb.	+	+	+	+	+
304	<i>A. kruhsiana</i> Bess. s. str.	+	+	—	—	—
305	<i>A. leucophylla</i> (Bess.) Turcz. ex Clarke	+	+	—	—	—
306	<i>A. tilesii</i> Ledeb.	+	+	—	—	—
307	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries	+	+	+	+	+
308	<i>P. glacialis</i> (Ledeb.) Polunin	—	+	+	+	+
309	<i>P. sibiricus</i> (J. F. Gmelin) Dingwall	—	+	+	—	—
310	<i>Arnica frigida</i> C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+
311	<i>A. iljinii</i> (Maguire) Iljin.	+	+	+	+	+
312	<i>Senecio atropurpureus</i> (Ledeb.) B. Fedtsch.	—	—	—	—	+
313	<i>S. frigidus</i> (Richards.) Less.	—	—	+	—	—
314	<i>S. resedifolius</i> Less.	—	—	+	—	—
315	<i>S. tundricola</i> Tolm.	—	+	+	+	+
316	<i>Saussurea oxyodontha</i> Hult.	—	—	+	+	+
317	<i>S. schanginiana</i> (Wydł.) Fisch. ex Herd.	—	—	+	—	—
318	<i>S. tilesii</i> (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+
319	<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Benth. ex Maxim.	+	+	—	—	—
320	<i>Taraxacum arcticus</i> (Trautv.) Dahlst.	—	—	—	+	—
321	<i>T. ceratophorum</i> DC.	—	+	—	—	—
322	<i>T. macilentum</i> Dahlst.	—	+	—	—	—
323	<i>T. sibiricum</i> Dahlst.	—	—	+	+	—
324	<i>Crepis chrysanth</i> (Ledeb.) Turcz.	—	—	+	—	+
325	<i>C. nana</i> Richards.	—	+	—	—	—

Названия видов приводятся в соответствии с «Обзором географического распространения. . .» (Юрцев и др., 1979).

ТАБЛИЦА 2

Некоторые количественные показатели региональных и конкретных флор
Аньюского нагорья

	Топольско-Эломбальская горная группа	Люппеевский горный массив ¹	Колымско-Анадырский водораздел ²	Восточная часть Аньюского хребта ³
Всего видов во флоре	325	434	372	387
Число видов в конкретных флорах и доля специфических видов в них (в скобках, %)	152 (5)	261 (4)	227 (3)	264 (6)
	153 (11)	288 (1)	236 (3)	269 (2)
	166 (3)	289 (5)	263 (5)	294 (2)
	228 (15)	309 (4)	270 (7)	305 (3)
	232 (9)	322 (8)	286 (8)	306 (6)

Встречаемость видов в конкретных флорах (%)

Отмечены в КФ:				
в одной	27	16	20	14
в двух	22	18	12	11
в трех	14	14	12	13
в четырех	13	15	11	16
в пяти	24	37	45	46
Степень выявления региональной флоры при обследовании КФ (%):				
одной	47—70	60—74	61—79	68—79
двух	62—88	79—89	74—90	77—90
трех	75—95	82—96	84—95	88—96
четырёх	89—98	94—99	93—98	95—99

Примечание. Приводятся подсчитанные нами данные из работ: 1 — Заславская, Петровский, 1983; 2 — Петровский, Плиева, 1986; 3 — Петровский, Плиева, 1987.

Характерной особенностью данной региональной флоры, как и всех составляющих ее КФ, является ее бедность по сравнению с другими флорами Аньюского нагорья и полное отсутствие видов, специфических для данного района. Следует подчеркнуть, что по численности видов эта региональная флора оказывается на одном уровне с отдельными наиболее богатыми конкретными флорами тундровых и лесотундровых районов Аньюского нагорья (табл. 2).

Основной причиной обедненности флоры ТЭГГ следует считать местоположение ее в полосе контакта Арктической и Бореальной флористических областей, куда по естественно-историческим причинам не проникла основная масса видов, обычных в Арктике, и так же точно — множество видов, свойственных таежной зоне. Отсутствие в ТЭГГ многих арктических и метаарктических видов, обычных в среднегорных районах нагорья, можно объяснить отсутствием подходящих путей миграции: ТЭГГ со всех сторон окружена холмисто-увалистыми и равнинными территориями (днища крупных речных долин и межгорных котловин), в значительной степени облесенными или покрытыми бедными во флористическом отношении гипоарктическими тундрами с *Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens* и многочисленными кустарниками, что в известной степени изолирует ее от других среднегорных массивов Аньюского нагорья и, в частности, от более высоких южной и восточной частей Аньюского хребта. Именно этим обстоятельством мы объясняем отсутствие во флоре ТЭГГ таких обычных для аньюских среднегорий видов, как *Poa malacantha*, *Festuca brevissima*, *F. hyperborea*, *Delphinium chamissonis*, *Papaver detritophilum*, *Saxifraga eschscholtzii*, *S. porsildiana*, *S. serpyllifolia*, *Potentilla anachoretica*, *P. hyparctica*, *Acomastylis rossii*, *Oxytropis maydelliana*, *O. middendorffii*, *Eritrichium tschuktschorum*, *E. villosum*, *Erigeron humilis*, *Taraxacum alaskanum*, *T. sibiricum* и других, вероятно, оказавшихся не в состоянии преодолеть экологический барьер равнинных территорий. Особенно серьезным препятствием для миграции горных видов с се-

вера представляется широкая долина р. Малый Анюй. По-видимому, по той же причине во флоре ТЭГГ мы не находим нередко отмечаемые в нагорье виды: *Koeleria asiatica*, *Poa alpigena*, *P. paucispicula*, *P. pseudoabbreviata*, *Carex holostoma*, *C. marina*, *Juncus triglumis*, *Rumex acetosa*, *Beckwithia chamissonis*, *Draba lonchocarpa*, *D. pauciflora*, *D. stenopetala*, *Parnassia kotzebuei*, *Erigeron komarovii*, *Senecio integrifolius* и др.

В то же время позитивные отличия флоры ТЭГГ от других районов Анюйского нагорья в значительной мере обусловлены проникновением в этот район редких или отсутствующих в нагорье видов, преимущественно восточносибирских — *Festuca lenensis*, *Elytrigia jacutorum*, *Roegneria confusa*, *Salix pseudopentandra*, *Populus suaveolens*, *Urtica angustifolia*, *Corydalis sibirica*, *Rubus sachalinensis*, *Vicia macrantha*, *Pedicularis tristis*, *Artemisia gmelinii*, *Betula platyphylla* и евразийских — *Carex globularis*, *Populus tremula*, *Lactuca sibirica* и др. Таким образом, все вышесказанное подчеркивает как значительное сходство флоры ТЭГГ с другими флорами Анюйского нагорья, так и довольно высокую степень ее обособленности от них.

Анализ некоторых количественных показателей обсуждаемой и нескольких других, обследованных на сегодняшний день региональных и равных по площади флор Анюйского нагорья (табл. 2) показал, что во всех этих флорах, независимо от уровня их богатства и характера растительности, значительную долю — от одной четверти до половины — составляют редкие виды (т. е. отмеченные в одной—двух КФ из 5), что указывает на довольно высокую степень флористической дифференциации этого района. Кроме того, довольно постоянную, хотя и небольшую группу среди этих редких видов составляют специфические (т. е. отмеченные только в одной из КФ), количество которых не зависит от уровня видового богатства флор. В то же время на весьма высокое сходство состава изученных флор указывает обилие широко распространенных (отмеченных в пяти—четыре КФ) видов, среди которых преобладают виды, встречающиеся во всех пяти КФ, слагающих региональную флору. Типичным для флор Анюйского нагорья оказалось и то обстоятельство, что достаточная для сравнений полнота выявления флористического состава региональной флоры обеспечивается лишь при обследовании не менее трех КФ (т. е. на площади не менее 900 км²). При этом на территориях с несмежными КФ, как, например, во флоре ТЭГГ, обследования трех КФ явно недостаточно (хотя это самая флористически бедная с довольно однообразной растительностью из всех других обсуждаемых территорий Анюйского нагорья), так как может остаться невыявленным до 25 % видового состава. Таким образом, как уже было установлено нами ранее (Петровский, Заславская, 1981а), метод конкретных флор (при сгущении сети КФ) обеспечивает достаточно полную и очень разнообразную флористическую информацию о горных районах Северо-Восточной Азии, однако данные по единичной, отдельно взятой КФ не могут быть экстраполированы на более крупную (более чем 300 км²) территорию, т. е. метод конкретных флор работает в этом районе только как метод полевых исследований, дающий наиболее полную информацию по сравнению с другими (например, маршрутным).

Сходство и в то же время обособленность изученной флоры от других региональных флор Анюйского нагорья отчетливо прослеживается и в сравнении спектров ведущих семейств и родов флоры ТЭГГ с другими (табл. 3). Одинаковый состав ведущих семейств и их сходная роль в сравниваемых флорах указывает на принадлежность этих флор к одному крупному флористическому выделу. На более высокую степень бореализации флоры ТЭГГ указывает пониженная роль сем. *Brassicaceae*, *Asteraceae* (в сравнении с тундровыми флорами Анюйского нагорья) и более высокая доля сем. *Salicaceae*, *Caryophyllaceae*. Эта особенность флоры ТЭГГ отражается и в очень низкой роли родов *Ranunculus*, *Draba*, *Taraxacum*, *Potentilla*, *Poa*, и в повышенном участии родов *Pedicularis*, *Artemisia*, *Luzula*, *Stellaria*. Следует, однако, отметить, что видовое богат-

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства и роды в региональной и конкретных флорах Тополёвско-Эломбальской горной группы и других районов Анойского нагорья

Семейство (число видов, %)	Конкретные флоры					Региональные флоры				
	гора Сигнал	р. Тополёв- ка-1	руч. Поляр- ный	руч. Зеленый	гора Элом- бал	Тополёвско- Эломбаль- ская горная группа	Лопвеем- ский горный массив	Колымско- Анадырский водораздел	Восточная часть Аной- ского хр.	тундровая часть Аной- ского на- горья (За- славская, 1982)
<i>Poaceae</i>	13.7	11.8	7.7	6.5	7.1	10.5	12.5	10.0	10.6	13.3
<i>Asteraceae</i>	9.8	7.9	9.0	7.7	7.8	9.8	8.5	10.8	10.8	8.6
<i>Cyperaceae</i>	7.2	10.5	10.8	12.5	11.0	9.5	9.9	10.5	10.3	9.2
<i>Caryophyllaceae</i>	6.5	7.0	7.2	4.7	7.1	7.1	6.2	7.3	6.2	6.6
<i>Salicaceae</i>	9.1	7.4	6.3	7.7	7.1	6.8	4.8	6.2	6.2	4.6
<i>Rosaceae</i>	7.2	7.0	7.2	7.7	6.5	5.8	6.7	6.7	5.2	6.4
<i>Brassicaceae</i>	5.2	4.8	5.0	5.3	5.2	5.5	7.2	5.6	5.4	7.7
<i>Ranunculaceae</i>	2.6	3.9	4.1	4.2	—	4.0	5.5	5.9	5.9	5.4
<i>Fabaceae</i>	3.2	3.5	—	—	—	3.7	3.9	3.8	3.6	4.0
<i>Saxifragaceae</i>	—	—	—	4.8	—	3.4	5.8	5.6	5.4	4.0
<i>Juncaceae</i>	2.6	3.5	3.6	4.2	5.2	—	—	—	—	—
<i>Ericaceae</i>	4.5	3.9	4.5	4.8	5.8	—	—	—	—	—
<i>Scrophulariaceae</i>	2.6	3.5	—	4.2	3.9	—	—	—	—	—
Всего в 10 семействах	69.0	67.7	65.4	65.9	66.7	66.8	71.0	72.3	69.8	69.7
Роды (число видов):										
<i>Carex</i>	8	18	18	15	13	24	33	28	30	42
<i>Salix</i>	11	15	14	13	11	19	20	21	22	25
<i>Saxifraga</i>	—	5	7	7	5	10	19	18	17	20
<i>Pedicularis</i>	—	7	6	6	5	8	12	8	9	14
<i>Draba</i>	—	—	6	5	—	7	18	12	11	24
<i>Luzula</i>	—	5	5	5	6	7	—	—	—	—
<i>Artemisia</i>	6	—	—	—	—	7	—	—	—	—
<i>Calamagrostis</i>	—	5	—	—	—	6	—	—	—	—
<i>Stellaria</i>	—	5	—	—	—	6	—	—	—	—
<i>Potentilla</i>	4	6	6	—	—	6	16	14	9	20
<i>Taraxacum</i>	—	—	—	—	—	—	—	14	9	—
<i>Ranunculus</i>	—	—	—	—	—	—	13	11	11	17
<i>Poa</i>	—	—	—	—	—	—	11	9	9	14
<i>Oxytropis</i>	—	—	—	—	—	—	11	—	—	13
<i>Eriophorum</i>	—	5	—	5	—	—	—	—	—	—
<i>Minuartia</i>	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polygonum</i>	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—

Примечание. Прочерк означает, что семейство или род занимает в спектре места ниже 10—5 (у родов).

ство последних не увеличилось в сравнении с другими анойскими флорами, но в связи с бедностью флоры ТЭГГ и всех КФ, ее составляющих, возрос их «удельный вес» во флоре и в таксономическом спектре. Действительно же богатыми здесь можно считать лишь 3 рода — *Carex*, *Salix*, *Saxifraga*. Спектр ведущих семейств конкретных флор заметно отличается от такового флоры всей ТЭГГ — как по составу семейств, так и по их роли — только первые три семейства одинаковы во всех КФ кроме района горы Сигнал, где третье место занимает сем. *Salicaceae* (что связано со снижением роли осоковых в этом районе из-за ограниченного набора заболоченных участков). Состав семейств ниже седьмого места в спектрах ведущих семейств в конкретных флорах значительно отличается от такового общей флоры, что подчеркивает неоднородность флор,

слагающих региональную флору. Эта неоднородность обусловлена, несомненно, различием природной обстановки на этих территориях и, по-видимому, указывает на наличие флористического рубежа на территории исследуемой флоры. Таким образом, исходя из вышесказанного можно сделать вывод о принадлежности обсуждаемой региональной флоры к иному флористическому выделу невысокого ранга, чем другие флоры Анюйского нагорья.

Соотношение долготных географических элементов (табл. 4) отражает принадлежность флоры ТЭГГ к ряду северо-восточноазиатских флор (доминирование видов циркумполярной и евразийской фракций, обилие видов амфиберингийской фракции, в сумме составляющих более 80 % всего состава флоры ТЭГГ). Определяет долготную характеристику исследуемой флоры как флоры восточносибирского типа доминирование видов восточносибирской и восточносибирско-западноамериканской групп, присутствие хотя и малочисленной (но специфической для чукотских арктических флор) чукотско-охотской группы, указывающей на пограничное положение флоры ТЭГГ между Чукотской и Восточносибирской фитохориями.

Анализируя роль этих групп в конкретных флорах ТЭГГ, отметим, что флоры более облесенных территорий (горы Сигнал и р. Тополёвки-1) сохраняют соотношения, присущие всей флоре ТЭГГ, и являются также флорами восточносибирского типа, а флоры территорий, на которых преобладают тундровые ландшафты (руч. Полярный, руч. Зеленый, гора Эломбал), по географической структуре соответствуют флорам чукотского типа, т. е. в них доминируют виды циркумполярной и амфиберингийской фракций, широко представлены виды евразийской фракции, по-прежнему очень богата видами восточносибирская группа; однако преобладающей среди групп становится восточносибирско-западноамериканская группа.

Структура широтных географических элементов флоры ТЭГГ в целом характеризует ее как флору гипоарктического типа (Ребристая, 1977; Петровский, Заславская, 1981б). Таковой из изученных нами КФ является только КФ ручья Полярного, где доминируют виды неарктических фракций, а остальные КФ относятся к разным широтным типам: КФ горы Сигнал и р. Тополёвки-1, где преобладают виды бореальной фракции, являются восточносибирскими бореальными флорами, а КФ ручья Зеленого и г. Эломбал — вследствие преобладания видов арктической фракции — чукотскими арктическими флорами.

Таким образом, можно предположить, что на рубеже территорий этих конкретных флор проходит непосредственная граница Бореальной и Арктической флористических областей, не имеющая, однако, четко очерченной в природных условиях линии, т. е. эта граница не связана с верхней и северной границами леса (совпадающими на территории Анюйского нагорья) и тем более не совпадает с пределом распространения отдельных лесных участков, сохранившихся в наиболее благоприятных условиях обитания (ландшафтами горной лесотундры). На примере флоры ТЭГГ можно сказать, что эта граница совпадает, видимо, с границей распространения обширных массивов лесных сообществ, занимающих не менее половины площади всей территории флоры. Бореальный характер флор, прилегающих к долине р. Малый Анюй, — довольно неожиданное явление, если учитывать лесотундровый ландшафт этих районов, и говорит он о том, что флора, как более консервативный по сравнению с растительностью элемент биоты, сохранившая черты флор более южного типа, указывает на более широкое распространение лесных массивов здесь в сравнительно недалеком прошлом. Это позволяет предположить также наличие продолжающегося отступления границы бореальной зоны на территории Анюйского нагорья в современный период. Этот вывод подтверждается и аналитическими данными конкретной флоры с. Островного (Заславская, Сафронова, 1987), соседней с бореальными КФ ТЭГГ и пока единственной исследованной бореальной флоры на территории Анюйского нагорья.

ТАБЛИЦА 4

Сотношение географических элементов* в конкретных и региональных флорах Анойского нагорья

Географическая фракция	Долготные и широтные географические группы (число видов, %)	Конкретные флоры					Региональные флоры				
		гора Сип-нал	р. Тополь-ка-1	руч. Полярный	руч. Зелёный	гора Эломбал	Топольско-Эломбалская горная группа	Людеевский горный массив	Колымско-Анадырский водораздел	Восточная часть Анадыского хр.	Тундровая часть Анойского нагорья
Циркумполярная	Циркумполярная Амфиокеническая	35.3 —	38.2 1.3	36.3 0.4	36.3 —	35.1 —	34.9 0.9	32.3 0.5	31.2 —	38.2 —	28.9 1.1
	Всего во фракции	35.3	39.5	36.7	36.3	35.1	35.8	32.8	31.2	38.2	30.0
	Евразийская	6.5	4.8	2.3	3.0	2.6	5.1	3.2	3.8	3.1	5.9
	Сибирская	3.3	2.7	5.0	3.0	4.0	4.6	3.9	3.2	4.4	4.4
Преимущественно евразийская	Восточносибирская	15.0	12.7	10.4	12.4	12.3	14.2	11.6	11.6	10.6	12.1
	Чукотско-охотская	3.3	2.2	4.1	4.2	3.2	3.7	5.5	7.8	5.4	7.4
	Всего во фракции	28.1	22.4	21.7	22.6	22.1	27.8	24.2	26.4	23.5	29.8
	Евразийско-западноамериканская	7.2	7.0	6.8	6.5	7.1	7.1	6.5	5.1	6.5	4.9
Амфиберингийская	Сибирско-западноамериканская	3.9	3.5	5.4	5.4	7.2	4.6	5.1	5.6	4.9	4.5
	Всего во фракции	11.1	10.5	12.2	11.9	14.3	11.7	11.6	10.7	11.4	9.4
	Сибирско-американская	7.8	9.2	8.6	8.3	7.8	7.1	5.5	5.6	4.7	4.7
	Восточносибирско-западноамериканская	11.1	10.1	12.2	13.1	12.3	10.2	9.2	9.9	11.1	8.1
	Чукотско-западноамериканская	3.3	3.1	4.1	4.2	5.2	2.8	7.2	7.5	5.7	7.1
	Всего во фракции	22.2	22.4	24.9	25.6	25.3	20.1	21.9	23.0	21.5	19.9

* Система географических элементов, разработанная специально для флоры Чукотки, приводится по работе Б. А. Юрцева и др. (1979) с небольшими изменениями.

ТАБЛИЦА 4 (продолжение)

Географическая фракция	Долготные и широтные географические группы (число видов, %)	Конкретные флоры				Региональные флоры					
		гора Сип-нал	р. Тополь-ка-1	руч. Полярный	руч. Зелёный	гора Эломбай	Топольско-Элом-бальская горная группа	Льюисем-ский горный массив	Колымско-Анадырский водораз-дел	Восточная часть Алюйско-го хр.	тундровая часть Ануйско-го нагорья
Преимущественно американская	Восточносибирско-американская	2.6	4.4	4.1	3.0	2.6	4.0	4.6	4.3	3.6	4.4
	Чукотско-американско-европейская	0.7	0.8	0.4	0.6	0.6	0.6	2.8	2.4	1.0	3.5
	Чукотско-американская	—	—	—	—	—	—	2.1	1.9	0.8	3.0
Всего видов во флорах	Всего во фракции	3.3	5.2	4.5	3.6	3.2	4.6	9.5	8.6	5.4	10.9
	Арктическая	153	228	221	168	154	325	433	372	387	595
	Метаарктическая Аркто-альпийская	— 11.1 12.4	1.8 14.0 18.0	1.8 17.2 23.5	1.8 20.8 25.6	1.3 18.2 30.5	1.8 15.4 20.1	10.9 19.0 20.3	9.9 21.2 21.0	8.8 18.9 19.9	14.6 18.8 14.6
Гипоарктическая	Всего во фракции	23.5	33.8	42.5	48.2	50.0	37.3	50.2	52.1	47.6	48.0
	Гипоарктическая	14.4	11.4	11.8	11.9	10.4	11.7	12.0	9.7	10.6	13.1
	Гипоаркто-монтанная	22.2	18.8	23.5	20.8	22.7	19.5	15.0	16.7	17.8	12.3
Бореальная	Всего во фракции	36.6	30.2	35.3	32.7	33.1	31.2	27.0	26.4	28.4	25.4
	Аркто-бореальная	19.0	16.7	17.6	15.5	13.7	15.1	15.0	15.3	14.7	14.0
	Бореальная	20.9	19.3	4.6	3.6	3.2	16.4	7.8	6.2	9.3	12.6
Всего во фракции		39.9	36.0	22.2	19.1	16.9	31.5	22.8	21.5	24.0	26.6

Применение параллельного анализа региональной флоры и составляющих ее конкретных флор открывает возможности для сравнительно несложного выявления биогеографических тенденций уже в пределах небольших по площади территорий, что, несомненно, может обогатить арсенал средств, облегчающих непосредственное флористическое районирование (в пределах исследуемой территории). На примере региональной флоры ТЭГГ можно проследить последовательное уменьшение роли видов арктической фракции в западном направлении, совпадающее с общим понижением территории к западу, и возрастание в том же направлении доли видов бореальной фракции, а также резкого увеличения числа видов бореальной группы и выпадения видов арктической группы в конкретных флорах Бореальной флористической области. В данном случае использование параллельного анализа при флористическом изучении небольшого района позволило наметить рубеж, разделяющий две флористические области. Очевидно, что и в других районах при аналогичных обстоятельствах использование предложенного нами приема окажется целесообразным. Хотелось бы привлечь внимание к методическому вопросу, касающемуся оптимальных параметров, необходимых для достаточно полного выявления состава региональных флор. Несколько ранее мы провели такой поиск на примере региональной флоры Лютеевского горного массива (Заславская, Петровский, 1983). Проведя такой же анализ с флорой ТЭГГ (табл. 2) можно убедиться, что наблюдается почти аналогичная ситуация. Флора ТЭГГ была обследована по традиционной методике «конкретных флор» (Толмачев, 1932, 1935), однако площадь каждой КФ составляет около 300 км², а площадь всей флоры ТЭГГ — около 2000 км². В случае сплошного обследования даже такой бедной флоры неизбежно были бы упущены некоторые редкие таксоны, так как в каждой КФ насчитывается от 5 до 35 видов, не отмеченных в остальных четырех флорах. Среди 87 видов, отмеченных только в одной из пяти КФ, нет эндемичных или субэндемичных, но многие из них являются дифференциальными. Так, обнаружение в КФ горы Сигнал серии бореальных видов, не характерных для Чукотской флористической провинции (*Gymnocarpium continentale*, *Elytrigia jacutorum*, *Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Sedum aizoon*, *Vicia macrantha*, *Artemisia gmelinii* и др.), послужило указанием на наличие в данном районе флористического рубежа, по-видимому, совпадающего с границей Арктической и Бореальной флористических областей. Необходимость сплошного обследования территорий в полосе контакта тундровой и лесной зон представляется нам целесообразной как для полноты выявления региональных флор, так и для уточнения биогеографических рубежей разных рангов. Как показывает практика наших исследований, такой подход, несмотря на трудоемкость, дает максимум флорогеографической информации об изучаемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

- Заславская Т. М. Флора тундровой части Анойского нагорья (Западная Чукотка): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с. — Заславская Т. М., Петровский В. В. О флоре Лютеевского горного массива (Анойское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 2. С. 162—174. — Заславская Т. М., Сафронова И. Н. Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Аной (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1115—1126. — Петровский В. В., Заславская Т. М. Применение метода конкретных флор при изучении горных районов Арктики (на примере Анойского нагорья) // Биологические проблемы Севера. IX симпозиум. Сыктывкар, 1981а, Ч. 1. С. 24. — Петровский В. В., Заславская Т. М. К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья // Бот. журн. 1981б. Т. 66, № 5. С. 662—673. — Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Колымо-Анадырского водораздела. // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 10. С. 1354—1365. — Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Анойского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1448—1459. — Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярн. комис. АН СССР. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1932. Вып. 8. С. 1—126; Вып. 13. С. 5—75; 1935. Вып. 25. С. 5—

80. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 5. С. 111—122; № 6. С. 74—84.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1988.

S U M M A R Y

The composition of the Topolevsky-Elombalsky mountain group regional flora is presented and analysed. This flora is located in the north-western part of the Anyuisky mountain range, in the mountain forest-tundra belt and comprises 325 species from 47 families and 140 genera. The investigation of five concrete floras forming this regional flora revealed trends in floristic differentiation. Causes determining differentiation of this flora are discussed. Authors believe that the border between Arctic and Boreal floristic regions lies in this district.

СООБЩЕНИЯ

УДК 593.16—181

А. П. Мыльников

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ
*HISTIONA AROIDES (BICOECALES)*A. P. MYLNIKOV. THE FINE STRUCTURE AND SYSTEMATIC POSITION OF *HISTIONA AROIDES (BICOECALES)*

Рассматривается тонкое строение бесцветного фаготрофного жгутиконосца, выделенного из пресноводных проб. Признаков фотосинтетического аппарата не выявлено. Помимо обычных клеточных структур обнаружены дискоболоиды и жгутиковидный отросток, содержащий микротрубочки. Данный организм сочетает в себе признаки как типичных хризифитовых, так и (в наибольшей степени) бикоек.

В настоящее время интенсивно изучается тонкая структура бесцветных жгутиконосцев, часть которых включают в отдел *Chrysophyta* (золотистые водоросли). Некоторые роды (*Anthophysa*, *Spumella*) являются гетеротрофами, содержат лейкопласты (Belcher, Swale, 1972, 1976; Mignot, 1977) и отнесение их к хризифитовым не вызывает сомнений. Представители бесцветных водорослей пор. *Bicoecales* (бикоеки-бикозоеки) являются гетеротрофами, в их строении существуют значительные отличия от *Chrysophyta*. Родственные отношения этих организмов являются предметом дискуссий (Bourrelly, 1968; Mignot, 1974a; Moestrup, Thomsen, 1976). Бикоеки характеризуются наличием домика и двумя гетеродинамичными жгутиками. Причем один жгутик покрыт мастигонемами, тогда как другой — гладкий и прикреплен к основанию домика. Стенка домика состоит из расположенных по спирали и переплетенных фибрилл. Внутри клеток обнаружены митохондрии с трубчатыми кристами, ядро с центрально-расположенным ядрышком, сложный микротрубочковый цитоскелет. Пластид и стигмы нет. Сходен с бикоеками по характеру питания, форме домика и клетки обычный обитатель пресных вод *Histiona aroides* (Pascher, 1943). Жизненный цикл этого вида подробно разобран ранее (Мыльников, 1984). На тотальных высушенных препаратах этот организм под названием *H. velifera* изучен J. Peterson, J. Hansen (1961). По нашему мнению, более правильно относить этот организм к *H. aroides*. Авторами у рассматриваемого организма обнаружен второй короткий жгутик. В остальном полученные данные соответствуют первоописанию, поэтому уточнить таксономическое положение *H. aroides*, вероятно, может лишь изучение ультратонкого строения этого жгутиконосца на срезах.

Материал и методика

Культура *H. aroides* (клон Н-1) выделена из донных проб Рыбинского водохранилища. Организмы содержали в чашках Петри, заполненных средой Пратта с добавлением бактерий *Aerobacter aerogenes*. Для электронно-микроскопического исследования взвесь жгутиконосцев сгущали центрифугированием. Осевшие особи фиксировали смесью 2%-ного OsO_4 и 0.6%-ного глутаральдегида в 0.05 М какодилатном буфере в течение 15—30 мин при температуре +1 °C.

После дегидратации в серии спиртов и безводном ацетоне препарат помещали в смесь эпона 812 и аралдита М. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали под микроскопом JEM-100С при ускоряющем напряжении 60 кВ. Всушенные препараты напыляли вольфрамом. Гистохимических реакций не производили.

Результаты исследования

Жизненный цикл *H. aroides* включает несколько стадий развития: плавающие клетки без домика, прикрепленные клетки в домике и покоящиеся цисты. Ниже разобрано тонкое строение особей последних двух стадий. Схема строения клеток представлена на рисунке.

На тотальных высушенных препаратах видны клетка, домик, 2 неравных жгутика, жгутиковидный отросток. Выrost цитоплазмы («губа»), на поверхности которого происходит поглощение бактерий, малозаметен. Длина одного жгутика равна 20—22 мкм, другого — 15—17 мкм, а отростка — 4—5 мкм (см. таблицу на вклейке, 1, 2). Сужение дистальной части (акронема) обнаружено у длинного жгутика и у отростка. На $2/3$ длины короткого жгутика проходит тонкая складка, имеющая поперечную исчерченность (таблица, 4, 5). Расстояние между полосками равно 0.015 мкм. У плавающих особей отросток, губа и складка жгутика не найдены. Домик имеет аморфную тонкую стенку. Клетка в домике покоится на тонкой аморфной пластинке. На срезах стенка домика окрашивается слабо и поэтому малозаметна.

Клетка окружена лишь плазмалеммой. Расположение основных органелл представлено в таблице, 3. Короткий жгутик выходит из небольшого углубления (таблица, 9). Микротрубочки аксонемы жгутиков организованы по формуле «9+2». На продольных срезах короткого жгутика заметны полоски (таблица, 4, 5). Интервал между этими полосками равен 20 нм. Ширина складки в своей средней части достигает 0.7 мкм.

Кинетосомы (базальные тела) жгутиков, длина которых достигает 0.65 мкм, располагаются под острым углом друг к другу (таблица, 8, 9). В переходной зоне жгутиков 2 центральные микротрубочки упираются в осмиофильное тельце, в переходной пластинке заметно небольшое утолщение (аксосома), спиралевидного материала не обнаружено. В нижней части кинетосом заметна колесовидная структура (таблица, 10). Там же располагается осмиофильный аморфный материал, который затрудняет детализацию строения кинетосом. Мелкие компоненты строения переходной зоны и кинетосом поэтому неразличимы. Жгутиковидный отросток, возможно, начинается около кинетосом, между которыми обнаружены 2—3 микротрубочки. Такое положение занимает отросток и на тотальных препаратах (таблица, 1). В проксимальной части отростка проходит 6 (таблица, 11), а в дистальной — 4 микротрубочки.

У *H. aroides* обнаружен сложноустроенный цитоскелет, состоящий из 5 лент микротрубочек, поперечно исчерченной структуры и аморфной пластинки (шпоры). Две ленты отнесены нами к кортикальной системе цитоскелета, т. е. проходящей под плазмалеммой. Первая лента (л-1) (таблица, 8, 9, 13), состоящая из 24 микротрубочек, отходит от кинетосомы короткого жгутика и проходит под плазмалеммой к основанию клетки, где число микротрубочек увеличивается. Вторая лента (л-2) (8 микротрубочек) идет от кинетосомы длинного жгутика к основанию клетки с другой стороны (таблица, 9). Три ленты отнесены нами к цитостомальной системе цитоскелета, поскольку в районе их прохождения происходит поглощение бактерий. Одна лента (л-3) из 23—25 микротрубочек, соединенных перемычками друг с другом, проходит от кинетосомы короткого жгутика вдоль «губы». Эта лента образует желоб, в котором лежит осмиофильный материал (таблица, 10, 12). Параллельно ей проходит лента (л-4), содержащая 15—23 микротрубочки и образующая край уплотненной

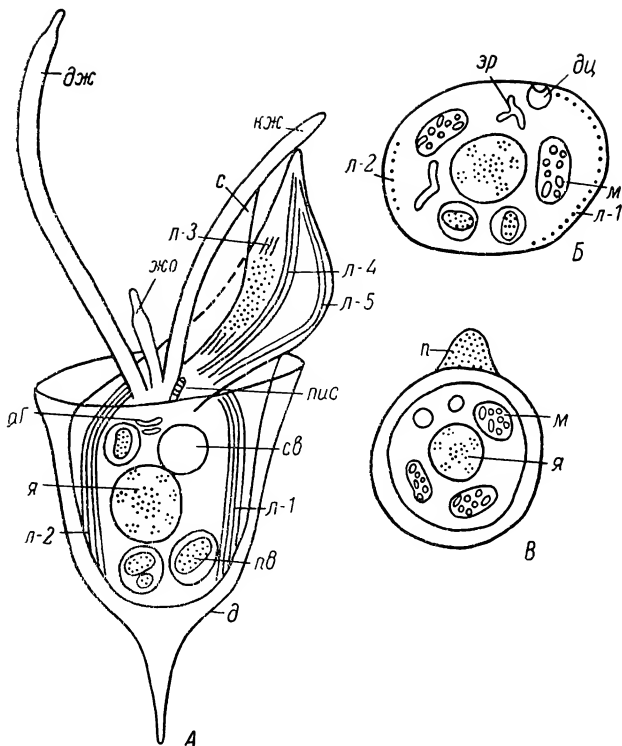


Схема строения *Histiona aroides*.

А — общий вид клетки в домике, Б — поперечный срез клетки на уровне ядра, В — циста. аГ — аппарат Гольджи, д — домик, длж — длинный жгутик, дц — дискоболоцита, жс — жгутиковидный отросток, жж — короткий жгутик, л-1 и л-2 — кортикальные ленты микротрубочек, л-3, л-4 и л-5 — цитостомальные ленты микротрубочек, м — митохондрия, ом — осмиофильный материал, п — пробочка, пс — пищеварительная вакуоль, пис — поперечно исчерченная структура, с — складка короткого жгутика, св — сократительная вакуоль, эр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро. Число микротрубочек в лентах на схеме уменьшено.

части выроста цитоплазмы «парус» (таблица, 6, 7). Там же отмечена еще одна лента (л-5) из 8 микротрубочек. Место отхождения лент л-4 и л-5 не выявлено. Шпора отходит от кинетосомы короткого жгутика (таблица, 8). Наконец, найдена одна поперечно исчерченная структура длиной 0.2 мкм (таблица, 10). Отдельные микротрубочки обнаружены у поверхности клеток. Ризопласта не выявлено.

Ядро с центрально-расположенным ядрышком лежит в нижней части клетки (таблица, 3). Аппарат Гольджи представлен всего одной диктиосомой из 2—4 цистерн и малозаметен. Сократительная вакуоль находится у основания жгутиков (таблица, 3). Вблизи поверхности клетки обнаружены стрекательные органеллы — дискоболоциты (Hausmann, 1978). Они ограничены одной мембраной. Внутри органеллы заметен диск с углублением. Диаметр органеллы равен 0.15 мкм, а длина 0.23 мкм (таблица, 14). Место образования этих структур не выяснено. Кроме них вблизи плазмалеммы найдены ограниченные мембраной осмиофильные тела, возможно, представляющие собой незрелые дискоболоциты (таблица, 13). В пищеварительных вакуолях обычно заметно 2—6 поглощенных бактерий (таблица, 3).

Митохондрии длиной 0.6—0.8 мкм овальной формы имеют червеобразные кристы, которые мы относим к трубчатому типу (таблица, 15). Прозрачные вакуоли с тонковолокнистым содержимым лежат в нижней части клетки. Эндоплазматический ретикулум развит слабо. Пластид, лейкозиновой вакуоли и стигмы не найдено.

Циста имеет тонкую аморфную оболочку с утолщением, которое образует подобие пробочки (таблица, 16), а пустая — отверстие. Цитоплазма цисты уплотнена. Жгутики и микротрубочковый цитоскелет не обнаружены. Остальные органеллы такие же, как и у вегетативных клеток.

Обсуждение

Внешний вид и жизненный цикл клеток рассматриваемого клона *Histiona aroides* в целом соответствуют первоописанию (Pascher, 1943) и данным J. Petersen и J. Hanson (1961). Однако дополнительно на высушенных препаратах нами найден жгутиковидный отросток. Вероятно, наибольшую ценность представляют полученные данные о внутреннем строении *H. aroides*. Поскольку *H. aroides* является гетеротрофным организмом, его целесообразнее сравнивать с хорошо изученными на электронно-микроскопическом уровне бесцветными хризофитовыми из родов *Anthophysa* и *Spumella* (Belcher, Swale, 1972, 1976; Mignot, 1977). В свою очередь у этих организмов найден план строения, сходный с таковым у наиболее исследованных представителей фототрофного рода *Ochromonas* (Hibberd, 1970; Slankis, Gibbs, 1972; Daley et al., 1973). Для тех и других характерны жгутики разной длины, стигма (развитая или редуцированная), мастигонемы на длинном жгутике, питание бактериями с помощью эндоцитоза, ядро с центрально-расположенным ядрышком, одна кортикальная лента микротрубочек, ризопласт, тянущийся к ядру, спиралевидный материал в переходной зоне жгутиков, трубчатые крысты митохондрий. Это находит свое отражение в диагнозе *Chrysophyta* как отдела водорослей (Hibberd, 1976; Piennaar, 1980). Переход к исключительно гетеротрофному питанию у бесцветных хризофитовых сопровождается, как правило, утратой пластид с сохранением основных структур клетки: мастигонем, стигмы, корешковой системы жгутиков, лейкозиновых вакуолей. Как показывает сравнение с типичными бесцветными и фототрофными хризофитовыми, строение *H. aroides* во многом другое. Так, у этого вида не обнаружено мастигонем, мукоцист, ризопласта. Спиралевидный материал в переходной зоне жгутиков, столь характерный для хризофитовых, отсутствует, хотя в остальном аксомема и кинетосома *H. aroides* более или менее соответствуют хризофитовым. В то же время у *H. aroides* найдена сложная цитостомальная и кортикальная системы цитоскелета, насчитывающие всего 5 лент микротрубочек. Расположение ядра, сократительной вакуоли, кинетосом, жгутиков, митохондрий, способ питания и форма домика *H. aroides* и бесцветных хризофитовых сходны. Обращает на себя внимание наличие в цитоплазме *H. aroides* дискоболоцист, известных только у золотистых водорослей, например, у *Ochromonas tuberculatus* (Hibberd, 1970). Аморфная стенка домика *H. aroides* не похожа на спирально-сетчатую фибриллярную стенку домика золотистой водоросли *Dinobryon* (Franke, Herth, 1973; Wujek, 1969). Фибриллы у последней обычно хорошо заметны на высушенных препаратах. Циста *H. aroides* до некоторой степени соответствует таковой некоторых хризофитовых, изученных P. Bourrelly (1963). Так, в пустой цисте *H. aroides* нами обнаружено отверстие, а в зрелой — подобие пробочки. Однако ни способ образования цист (внутри клетки), ни наличие кремния в их оболочке, столь характерного для хризофитовых, у *H. aroides* не исследовалось. Стоит подчеркнуть, что не только стенка домика, но способ прикрепления особи в домике, а также цитоскелет *H. aroides* и золотистой водоросли *Dinobryon* разные, хотя эти организмы весьма сходны по внешней форме клетки и домика. Таким образом, *H. aroides* вряд ли может быть помещен в группу типичных золотистых водорослей.

Другая группа сходных с рассматриваемым видом организмов — это бикоеки, являющиеся гетеротрофами. Они питаются бактериями, поглощая их поверхностью крупного выроста цитоплазмы («губой»). Строение стенки их домика такое же, как у *Dinobryon*. «Губа» бикоек поддерживается системой цито-

стомальных лент микротрубочек, вероятно, гомологичной таковой у *H. aroides*. У последнего они устроены сложнее, чем у *Bicoeca lacustris* и *B. kepneri*, но проще, чем у *B. maris* (Mignot, 1974a; Moestrup, Thomsen, 1976). Кроме того, клетка *B. maris* содержит три крупные поперечно исчерченные структуры, тогда как *H. aroides* — только одну небольшую.

Край утонченной части «губы» *H. aroides* содержит ленту микротрубочек, которая, вероятно, гомологична краевым микротрубочкам *B. planktonica* (Belcher, 1975). То же относится и к кортикальным микротрубочкам, которые у бикоек проходят под плазмалеммой к основанию тела клетки. Неясно, однако, можно ли рассматривать складку на коротком жгутике *H. aroides* и фибриллярное утолщение прикрепительного жгутика бикоек как гомологичные образования. Клетка некоторых бикоек несет жгутиковидный отросток, внутри которого проходят микротрубочки. Такой же отросток найден и у *H. aroides*. Строение аксономы жгутиков бикоек и *H. aroides* сходно, и переходная зона жгутиков у них не содержит спиралевидного материала. P. Bourrelly (1968) помещает *H. aroides* в сем. *Diacronemataceae* пор. *Isochrysidales* подкласса *Isochrysophycidae*. В этот подкласс также отнесены и гаптофитовые (= *Prymnesiales*). Однако жгутиковидный отросток *H. aroides* нельзя рассматривать в качестве гаптономы, которая всегда содержит внутри себя кроме микротрубочек ответвление эндоплазматического ретикула (Hibberd, Green, 1977). Да и общий план строения клеток у них различен. Нами показано, что *H. aroides* сочетает в своем строении как черты организации хризофитовых, так и в наибольшей степени бикоек. Ни с одной другой группой организмов (см. обзоры: Dodge, 1973; Moestrup, 1982) сходства найти не удалось. Можно предположить, что некоторые структуры, известные у бикоек, могли быть утрачены в процессе эволюции у *H. aroides* (это относится к фибриллам стенки домика, мастигонемам, поперечно исчерченным структурам). Следовательно, полученные нами данные позволяют уточнить систематическое положение *H. aroides* и поместить этот вид и весь род *Histiona* в группу бикоек. Такое же предположение сделал ранее A. Pascher (1943).

Положение *H. aroides* в макросистеме определяется тем статусом, который в ней занимает бикоеки. Большинство авторов считают их потомками хризофитовых (Mignot, 1974a, b; Moestrup, Thomsen, 1976) и включают в отдел *Chrysophyta*. J. Kristiansen (1972) предложил выделить бикоеки в качестве класса, близко примыкающего к хризофитовым. Другие авторы рассматривают бикоеки в качестве отдельного класса *Bikosocophyceae* (Casper, 1974) или особого сем. *Bikosocaceae* в пор. *Chromulinales* (Starmach, 1985). Наконец, согласно последней протозоологической классификации бикоеки перемещены из зоофлагеллят в группу хризомонад (Levine et al., 1980). Таким образом, современные систематики помещают бикоеки среди хризофитовых, придавая им различный таксономический ранг. Следовательно, и *H. aroides* как представителя бикоек необходимо относить к *Chrysophyta*.

ЛИТЕРАТУРА

- Мыльников А. П. Морфология и жизненный цикл *Histiona aroides* Pascher (*Chrysophyta*) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1984. № 62. С. 16—19. — Belcher J. H. The fine structure of the loricate colourless *Bicoeca planktonica* Kisselew // Arch. Protistenk. 1975. Bd 117, N 1. S. 78—84. — Belcher J. H., Swale E. M. F. The morphology and fine structure of the colourless colonial flagellate *Anthophysa vegetans* (O. F. Müller) Stein // Br. Phycol. J. 1972. Vol. 7. P. 335—346. — Belcher J. H., Swale E. M. F. *Spumella elongata* Stokes nov. comb., a colourless flagellate from soil // Arch. Protistenk. 1976. Vol. 118, N 3. P. 215—220. — Bourrelly P. Loricae and cysts in the *Chrysophyceae* // Ann. N. Y. Acad. 1963. Vol. 108, N 2. P. 421—429. — Bourrelly P. Les algues d'eau douce. T. 2. Les algues jaunes et brunes *Chrysophycées*, *Pheophycées*, *Xanthophycées* et *Diatomées*. Paris: N. Boubée, 1968. 438 p. — Casper S. J. Klasse *Rüsselgeissler*, *Bikosocophyceae* (*Bikosocatae*) // Urania, Pflanzenreich. Leipzig; Jena; Berlin: Urania, 1974. Bd 1. S. 158. — Daley R. J., Morris G. P., Brown S. R. Phagotrophic ingestion of a blue alga by *Ochromonas* // J. Protozool. 1973. Vol. 20, N 1. P. 58—61. — Dodge J. D. The fine structure of algal cells. // London; New York: Acad. Press, 1973. 261 p. —

Franke W. W., Herth W. Cell and lorica fine structure of the chrysomonad alga, *Dinobryon sertularia* Ehr. (*Chrysophyceae*) // Arch. Mikrobiol. 1973. Bd 91, Hf 4. S. 323—344. — Hausmann K. Extrusive organelles in protists // Int. Rev. Cytol. 1978. Vol. 52. P. 197—276. — Hibberd D. J. Observations on the cytology and ultrastructure of *Ochromonas tuberculatus* sp. nov. (*Chrysophyceae*), with special reference to the discobolocysts // Br. Phycol. J. 1970. Vol. 5, N 2. P. 119—143. — Hibberd D. J. The ultrastructure and taxonomy of the *Chrysophyceae* and *Prymnesiophyceae* (*Haptophyceae*): a survey with some new observations on the ultrastructure of the *Chrysophyceae* and taxonomy of *Dicranema ulkianum* (*Prymnesiophyceae*) with special reference to the haptonema and flagellar apparatus // J. Marine Biol. Assoc. U. K. 1977. Vol. 57, N 4. P. 1125—1136. — Kristiansen J. Structure and occurrence of *Bicoeca crystallina*, with remarks on the taxonomic position of the *Bicoecales* // Br. Phycol. J. 1972. Vol. 7. P. 1—12. — Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E. G. et al. A new revised classification of Protozoa // J. Protozool. 1980. Vol. 27, N 1. P. 37—58. — Mignot J. P. Étude ultrastructurale des *Bicoeca* protistes flagelles // Protistologica. 1974a. Vol. 10, N 4. P. 543—565. — Mignot J. P. Sur quelques caractéristiques ultrastructurales des *Bicosoecida* // J. Protozool. 1974b. Vol. 21, N 3. P. 473. — Mignot J. P. Étude ultrastructurale d'un flagelle du genre *Spumella* Cienk. (= *Heterochromonas* Pascher = *Monas* O. F. Müller), chrysomonadine leucoplastidiée // Protistologica. 1977. Vol. 13, N 2. P. 219—231. — Moestrup O. Flagellar structure in algae: a review with new observations particularly on the *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae*, and *Reckertia* // Phycologia. 1982. Vol. 21, N 4. P. 427—528. — Moestrup O., Thomsen A. Fine structural studies on the flagellate genus *Bicoeca*. I. *Bicoeca maris* with particular emphasis on the flagellar apparatus // Protistologica. 1976. Vol. 12, N 1. P. 101—120. — Pascher A. Eine neue Art der farblosen Flagellatengattung *Histiona* aus den Uralpen // Arch. Protistenk. 1943. Bd 96, Hf 2. S. 288—294. — Petersen J. B., Hansen J. B. On some neuston organisms // Bot. Tidssk. 1961. Bd 57. P. 293—305. — Piennaar R. N. Chrysophytes // Phytoflagellates. New York: Elsevier-N-Holl, 1980. P. 213—242. — Slankis T., Gibbs S. P. The fine structure of mitosis and cell division in the chrysophycean alga *Ochromonas danica* // J. Phycol. 1972. Vol. 8. P. 243—256. — Starbäck K. *Chrysophyceae* und *Haptophyceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer, 1985. 515 S. — Wujek D. E. Ultrastructure of flagellated chrysophytes. I. *Dinobryon* // Cytologia. 1969. Vol. 34. P. 71—79.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
пос. Борок Ярославской обл.

Получено 28 IV 1987.

УДК 577.158+634.11

Бот. журн., т. 74, № 2

А. А. Грушин, А. П. Ивакин

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *MALUS NIEDZWETZKYANA* (*ROSACEAE*) ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ИЗОПЕРОКСИДАЗ

A. A. GRUSHIN, A. P. IVAKIN. SYSTEMATIC POSITION OF *MALUS NIEDZWETZKYANA* (*ROSACEAE*) BASED ON ISOPEROXIDASES INVESTIGATION

Методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле были изучены анионные изоферменты пероксидазы листьев и коры нескольких видов и сортов рода *Malus*. Сделан вывод о близком родстве *M. niedzwetzkyana* с *M. sylvestris* и о значительном отличии ее от *M. sieversii*.

Таксономия рода *Malus* Mill. трудна по ряду причин, наиболее существенными из которых являются легкая скрещиваемость видов и большая внутривидовая изменчивость. Поэтому в систематике рода остается много неясного (Юзепчук, 1939; Федоров, Полетико, 1954; Лангенфельд, 1970).

В основу современной систематики рода *Malus* положены преимущественно морфологические признаки: строение цветка, степень рассечения листовой пластинки, опадающие или остающиеся на плодах чашелистики, величина плода, наличие каменистых клеток в его мякоти, окраска органов и т. п. В последнее время появились исследования, в которых на основе изучения полимор-

физма ферментов (особенно пероксидазы) проводится сортовая идентификация и выясняется филогенез некоторых сортов яблони (Aoki et al., 1974; Misic et al., 1980; Vinterhalter, James, 1982; Weeden, Lamb, 1985; Малыченко и др., 1986).

Ранее (Малыченко и др., 1986) мы показали, подтвердив выводы югославских и английских исследователей (Vinterhalter, James, 1982), что пероксидазный спектр у яблони является стабильным признаком, не зависящим от возраста дерева и условий произрастания. Поэтому весьма перспективной, на наш взгляд, была бы попытка использовать изоферментный анализ для решения трудных вопросов систематики рода *Malus*. Цель настоящей работы — изучить изопероксидазы и на основе этого выяснить систематическое положение *M. niedzwetzkyana*, которое не определено и требует дальнейших изысканий (Федоров, Полетико, 1954).

Материал и методика

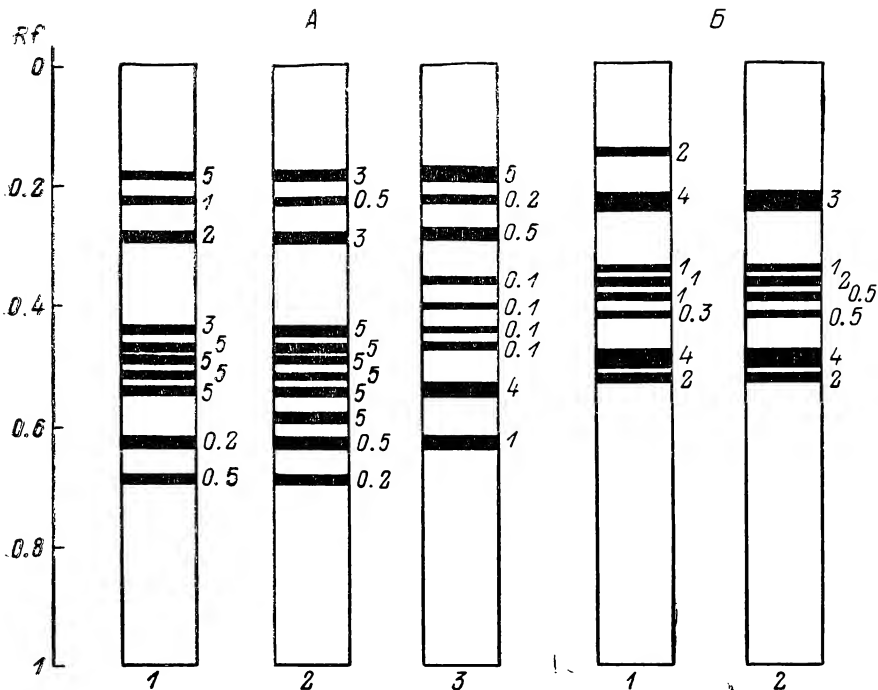
Объектом изучения являлась видовая коллекция рода *Malus* Волгоградской опытной станции Всесоюзного института растениеводства, представленная 48 образцами, из которых перечислим только те, о которых идет речь в данной статье: *M. niedzwetzkyana* Dieck, *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. и *M. sylvestris* Mill. Материал получен в 1964 г. с Павловской опытной станции ВИР и в 1965 г. с Млеевской опытной станции. Коллекция была дважды апробирована (в 1970 и 1984 гг.) сотрудником ВИР В. В. Пономаренко, подтвердившим правильность определения видов и типичность представляющих эти виды образцов. Кроме того, были изучены 9 сортов яблони: Мелба, Мелба Ред, Уэлси, Уэлси Ред, Штрейфлинг, Штрейфлинг Красный, Джонатан (к-16079), Джонаред (к-15917) и Джонатан Ред (к-22273).

Для анализа брали листья и кору однолетних побегов. Отношение навески к объему экстрагирующей среды составляло для листьев 1 : 3, коры — 1 : 8. Материал гомогенизировали, центрифугировали, и супернатант исследовали методом диск-электрофореза по В. J. Davis (1964), используя 7.5 %-ный полиакриламидный гель и щелочной буфер pH 8.3. Более подробно методика и способ определения активности изоферментов в баллах описана ранее (Грушин, Ивакин, 1985).

Результаты и обсуждение

При проведении электрофоретического анализа анионных изопероксидаз образцов видовой коллекции яблони, прежде всего, было отмечено поразительное сходство энзимограмм яблони Недзведцкого и яблони лесной при значительном отличии их от энзимограмм яблони Сиверса (см. рисунок). Электрофоретические спектры изопероксидаз листьев у первых двух яблонь различаются только наличием одной дополнительной полосы с Rf 0.58 у яблони лесной при почти полном совпадении остальных компонентов как по подвижности, так и по интенсивности окраски. Для этих видов характерно наличие в спектрах листьев 5—6 среднеподвижных интенсивно окрашенных компонентов, находящихся примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. В энзимограммах пероксидаз коры различие выразилось в дополнительной полосе с Rf 0.15 у яблони Недзведцкого.

Спектр изопероксидаз листьев яблони Недзведцкого отличается от спектра яблони Сиверса следующими особенностями: у яблони Сиверса имеются полосы с Rf 0.36 и 0.40, отсутствующие у яблони Недзведцкого, в то же время у яблони Недзведцкого отмечаются компоненты с Rf 0.52, 0.49 и 0.68, отсутствующие у яблони Сиверса. Кроме того, велико различие в интенсивности окрашивания общих полос с Rf 0.44, 0.47 и 0.62. В результате можно сделать однозначный вывод: судя по изопероксидажным спектрам яблони Недзведцкого (изученная форма № 4) очень близка к яблоне лесной и резко отличается от яблони Сиверса.



Энзимogramмы изопероксидаз листьев (А) и коры (Б) рода *Malus*.

1 — *M. niedzwetzkyana*, 2 — *M. sylvestris*, 3 — *M. sieversii*. Против каждой полосы приведены значения интенсивности окрашивания в баллах.

Анализ литературы, посвященной систематике яблони, показывает, что яблоню Недзведцкого рассматривают либо в качестве самостоятельного вида, либо причисляют к разновидностям того или иного вида. Так, С. К. Schneider (цит. по: Каталог мировой коллекции ВИР, 1977) относил ее к разновидности яблони низкой — *M. pumila* var. *niedzwetzkyana* (Dieck.) Schneid., R. Mansfeld (цит. по: Жуковский, 1971) — к разновидности яблони лесной — *M. sylvestris* subsp. *mitis* var. *niedzwetzkyana* (Dieck.) Mansf. Большинство систематиков считают ее разновидностью яблони Сиверса — *M. sieversii* var. *niedzwetzkyana* (Dieck.) Langenf. (Лангенфельд, 1970; Лихонос, 1974) или близким к ней видом (Юзепчук, 1939; Федоров, Полетико, 1954; Пономаренко, 1974; Каталог мировой коллекции ВИР, 1977).

Как же согласовать полученные нами результаты с общепринятой точкой зрения? Говоря о родственных связях яблонь Недзведцкого и Сиверса, обычно указывают на близость их ареалов (Жуковский, 1971; Каталог мировой коллекции ВИР, 1977). Однако то, что яблоня лесная относится к европейским видам яблони и ее ареал значительно удален от смежных ареалов среднеазиатских яблонь Недзведцкого и Сиверса, отражает лишь современное географическое расселение этих видов, при этом не учитывается история их происхождения и расселения. Между тем, по предположению А. М. Скибинской (1966), предковая форма данных видов появилась в конце третичного периода предположительно в горах Тянь-Шаня, затем из нее выделились несколько специализированных видов, из которых наиболее древним является яблоня Сиверса, а самым молодым — яблоня лесная. Последняя, возможно, возникла путем продвижения на север и запад Европы с последующим обособлением ареала от центра первичного происхождения.

Другим, весьма существенным с точки зрения систематики-морфолога признаком, общим для яблони Недзведцкого и Сиверса и отсутствующим у яблони лесной, является наличие антоциана, что выражается в окраске цветков, кожицы и мякоти плода, листьев и коры, причем у яблони Недзведцкого это выражено в большей степени. Между тем изучение генетической природы антоциановой окраски видов рода *Malus* (Усова, 1972) и, в частности, у яблони Недзведцкого (Lewis, Crane, 1938) показало, что данный признак контролируется одним доминантным геном. Переход от зеленой окрашенности к красной, например у парадизки (Усова, 1973), возможен в результате мутации всего лишь одного гена, причем, несмотря на значительные визуальные различия между растениями, их генотипы остаются почти неизменными. С этой точки зрения изученную форму (№ 4) яблони Недзведцкого можно рассматривать как окрашенный мутант яблони лесной. В пользу данного предположения свидетельствует и тот факт, что окрашенные мутанты не отличаются от своих первоначальных сортов по изопероксидазным спектрам. Это было установлено D. V. Vinterhalter и D. J. James (1982) и подтверждено нашими исследованиями. Так, изопероксидазные спектры были совершенно идентичны у сортов Мелба и Мелба Ред, Уэлси и Уэлси Ред, Штрейфлинг и Штрейфлинг Красный, Джонатан, Джонатан Ред и Джонатан Ред.

Предположение, что яблоня Недзведцкого является просто окрашенным мутантом другого вида яблони, в частности яблони Сиверса, было высказано рядом авторов (Юзепчук, 1939; Пономаренко, 1974). Стоит вспомнить также мнение И. Т. Васильченко (1963 : 63), считавшего, что «под названием яблони Недзведцкого искусственно объединяются своеобразно окрашенные уклонения, наблюдавшиеся у всех (или большинства) среднеазиатских видов яблони». Окрашенные мутанты, вероятно, могут встречаться и у других видов яблони. Это предположение вытекает из закона гомологических рядов Н. И. Вавилова, излагая который Вавилов, в частности, отмечал, что признак наличия или отсутствия антоциановой окраски является альтернативным «почти у всех растений, у всех видов» (Вавилов, 1965 : 212).

В пользу гипотезы Васильченко свидетельствуют также противоречивые, порой диаметрально противоположные данные о величине растений у яблони Недзведцкого. Так, ряд авторов описывает деревья этого вида как слаборослые (Симиренко, 1972 : 346), невысокие, иногда даже низкие (Сюбаров, 1968 : 39). Васильченко (1963 : 63) приводит к своей работе описание данной яблони, сделанное французским садоводом L. Tillier, — «маленькое красивое деревце», характеризуя его в свою очередь как «иногда низкое». По данным других исследователей, деревья яблони Недзведцкого высокие, мощные, до 18—20 м высотой (Жуковский, 1971; Каталог мировой коллекции ВИР, 1977). Е. П. Никитенко (1965), говоря о форме (№ 4) этого вида яблони, дает размеры в 6—7 м, что близко к высоте деревьев изученного нами образца (7—8 м). Можно предположить, что исследователи имели дело с различными формами яблони Недзведцкого, происходящими от разных видов яблони.

В заключение еще раз отметим, что на основе полученных нами энзимогрмм пероксидазы изученную форму (№ 4) яблони Недзведцкого можно рассматривать как окрашенный мутант яблони лесной.

Было бы весьма заманчиво собрать в одном месте все многочисленные образцы яблони Недзведцкого, произрастающие в настоящее время в садах и дендрариях разных стран мира, и изучить полиморфизм их ферментов в целях систематики данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные труды. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 5. С. 179—222. — Васильченко И. Т. Новые для культуры виды яблони. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 263 с. — Грушин А. А., Ивакин А. П. Применение метода Лю для изучения мпожественных молекулярных форм пероксидазы // Физио-

логия растений. 1985. Т. 32, вып. 4. С. 819—822. — Жуковский П. М. Яблоня // Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. С. 433—448. — Каталог мировой коллекции ВИР. Виды и разновидности рода *Malus* Mill. Л.: ВИР, 1977. Вып. 209. 82 с. — Лангенфельд В. Т. Род *Malus* Mill. (Систематика, география, филогения): Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. Тарту, 1970. 48 с. — Лихонос Ф. Д. Обзор видов в роде *Malus* Mill. // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1974. Т. 52, вып. 3. С. 16—34. — Малыченко В. В., Грушин А. А., Ивакин А. П. Использование изопероксидазных спектров для идентификации форм сорта яблони Яндыковское // Бюл. ВИР. 1986. Вып. 166. С. 13—16. — Никитенко Е. П. К использованию в селекции наиболее ценных форм яблони Недзведцкого // Вестн. с.-х. науки. 1965. № 9. С. 71—81. — Пономаренко В. В. О таксономии и географии некоторых видов яблони // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1974. Т. 52, вып. 3. С. 35—47. — Симиренко Л. П. Помология. Т. 1. Яблоня. Киев: Урожай, 1972. 436 с. — Скибинская А. М. — Историческая география рода *Malus* // Бюл. Гл. бот. сада, 1966. Вып. 61. С. 52—59. — Сябаров А. Е. Яблоня. Минск: Урожай, 1968. 280 с. — Усова Г. С. Особенности спонтанно возникшей зеленолистной формы парадизки краснолистной // Биология и агротехника слаборослых деревьев яблони. Сб. науч. тр. Воронеж, 1972. С. 117—121. — Усова Г. С. О генетической природе краснолистных и зеленолистных клонов яблони // Науч. тр. Воронеж. с.-х. ин-та. 1973. Т. 55. С. 90—93. — Федоров А. А., Полетико О. М. Яблоня // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. С. 414—458. — Юзепчук С. В. Род Яблоня — *Malus* Mill. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 354—372. — Aoki N., Matsumoto K., Kobayashi T. Study on the phylogeny of apple varieties by means of isozyme analysis. 1. Origin of Indo and Jonathan // Bul. Fac. Agric. Hirosaki Univ. 1974. Vol. 22. P. 31—36. — Davis B. J. Disk electrophoresis. II. Method and application to human serum protein // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 404—424. — Lewis D., Crane M. B. Genetical studies in apples // J. Genet. 1938. Vol. 37. N 1. P. 119—128. — Mistic P. D., Vinterhalter D., Todorovic R. Polymorphism of apple isoperoxidases // Genetica (Belgrade). 1980. Vol. 12, N 2. P. 263—269. — Vinterhalter D. V., James D. J. The use of peroxidase polymorphism in the identification of apple scion cultivars // Sci. Hortic. 1982 / 1983. Vol. 18, N 3. P. 253—261. — Weeden N. F., Lamb R. C. Identification of apple cultivars by isozyme phenotypes // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1985. Vol. 110, N 4. P. 509—515.

Волгоградская опытная станция
ВНИИ растениеводства.

Получено 18 XI 1987.

УДК 576.316.7.087 : 582.572.2](-924.72/76)

Бот. журн., т. 74, № 2

И. М. Данелия

К КАРИОСИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TULIPA* (*LILIACEAE*)

I. M. D A N E L I A. ON KARYOSYSTEMATICS OF SOME CAUCASIAN REPRESENTATIVES OF
THE GENUS *TULIPA* (*LILIACEAE*)

Приводятся результаты кариосистематического исследования 5 кавказских видов рода *Tulipa*: *T. julia*, *T. schmidtii*, *T. eichleri*, *T. polychroma*, *T. biebersteiniana*.

Род *Tulipa* L. насчитывает около 80 видов, распространенных в умеренных областях Евразии и Северной Африки (Wendelbo, 1985). Подавляющее большинство видов рода встречается в Средней Азии, которая является основным центром его видообразования. Современной монографии рода нет. Таксономические обработки рода в целом (Regel, 1873; Baker, 1874; Hall, 1940) во многом устарели. Для территории СССР приводятся 63 вида, 8 из которых, относящихся к 3 секциям, указываются для Кавказа (Введенский, 1935). В последней сводке для Кавказа приводятся 11 видов: *T. eichleri* Regel, *T. florenskyi* Woronow, *T. karabachensis* Grossh., *T. schrenkii* Regel, *T. schmidtii* Fomin, *T. julia* C. Koch, *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *T. lipskyi* Grossh., *T. biflora* Pall.,

T. polychroma Stapf, *T. koktebelica* Junge (Гроссгейм, 1949). Современные ревизии рода в региональных флорах Европы, и особенно Юго-Западной Азии, способствовали уточнению видового состава, номенклатуры и географии отдельных видов, что не могло не отразиться на систематике видов, произрастающих на Кавказе.

В нашу задачу входило изучение кариотипов кавказских представителей рода *Tulipa*, а также проверка новых данных по их систематике.

Впервые число хромосом $n=12$ у тюльпанов установил L. Guignard (1900). Специальное изучение хромосом видов рода *Tulipa* было проведено W. Newton (1927). Он определил хромосомные числа для 26 видов и 5 садовых форм, описал случаи полиплоидии и впервые для рода указал В-хромосомы. Изучив морфологию хромосом тюльпанов, он установил характерные для рода 3 типа хромосом: 1) самые длинные, с субмедиаанной перетяжкой; 2) самые короткие, с терминальной перетяжкой; 3) средние, с субтерминальной перетяжкой. Среди изученных им видов был один кавказский — *T. eichleri*.

В дальнейшем M. Upcott, L. La Cour (1936) и M. Woods, R. Bamford (1937) на основании более детального исследования морфологии хромосом и использования таких признаков, как наличие и число вторичных перетяжек, число и местонахождение спутников, разделили все тюльпаны на 3 группы: 1) со сравнительно маленькими хромосомами с субтерминальными перетяжками (короткие плечи очень маленькие и большей частью сферические); 2) со сравнительно крупными хромосомами (короткие плечи различной длины); 3) с крупными хромосомами, которые имеют субмедиаанные перетяжки. Эти группы соответствовали делению рода на секции и подсекции, предложенному D. Hall (1940).

В СССР наиболее важные исследования рода *Tulipa* с использованием кариологического метода принадлежат З. П. Бочанцевой (1960, 1962, 1972). В ее работах приводятся числа и морфология хромосом для 43 видов, из них 3 — *T. biebersteiniana*, *T. biflora* и *T. schrenkii* — встречаются на Кавказе. Данные о морфологии хромосом некоторых кавказских тюльпанов приводятся в работах Э. Ц. Габриэлян, А. И. Погосяна (1974), D. Blakey, C. Vosa (1981, 1982). В работе С. А. Мамедовой и др. (1985) определено число хромосом для 6 видов тюльпанов из Азербайджана.

Материал и методика

Нами проведено кариологическое исследование 5 кавказских видов рода *Tulipa*, собранных в естественных местообитаниях во время экспедиций 1984—1986 гг. и полученных из ботанических садов городов Баку и Тбилиси: *T. julia*, *T. schmidtii*, *T. eichleri*, *T. polychroma*, *T. biebersteiniana*. Из них 2 вида — *T. eichleri* и *T. biebersteiniana* — были собраны из нескольких популяций. Места сборов приведены в табл. 1.¹

Собранные луковицы были высажены в горшки с землей и содержались в оранжерее при температуре 14 °С. Хромосомы изучали на метафазных пластинках в клетках меристемы кончиков корней. Корни фиксировали весной и осенью. Предобработка 0.05 %-ным раствором колхицина в течение 3 ч, фиксация по Карнуа (3 : 1), окрашивание по Фельгену с предварительным гидролизом в 50 %-ной HCl — 20 мин при комнатной температуре. Окрашенные кончики корней раздавливали в капле 45 %-ной уксусной кислоты на предметном стекле с контролем под микроскопом. Препараты переводили в постоянные с использованием сухого льда. Измерения хромосом проводили на микрофотографиях 5—8 выбранных метафазных пластинок с приблизительно одинаковой степенью сокращения.

Для морфологической характеристики хромосом использовали центромерный индекс $I^c = \frac{s}{s+l}$ (в процентах), где s — длина короткого плеча, l — длина

¹ Здесь и далее названия растений приводятся по А. А. Гроссгейму (1949).

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом изученных видов рода *Tulipa* с Кавказа

Секция и вид	2n	Место сбора
Секция <i>Tulipanum</i> Reb. <i>T. julia</i>	24	АрмССР, Хосровский заповедник, склоны Урцского хр., 1800 м над ур. м., 3 V 1986 г.
Секция <i>Tulipa</i> Boiss. <i>T. schmidtii</i>	24	АзССР, сев. предгорья Талыша (Бот. сад, г. Баку)
<i>T. eichleri</i> (a)	24	АзССР, окр. г. Шемаха, среди посевов, 26 IV 1986 г.
<i>T. eichleri</i> (б)	24	АзССР, берег р. Иори, выше Мингечаурской ГЭС (Бот. сад, г. Тбилиси)
<i>T. eichleri</i> (в)	24	ГССР, Вашлованский заповедник, 20 IV 1986 г.
<i>T. eichleri</i> (г)	24	ГССР, окр. г. Каспи, каменистые склоны, 700 м над ур. м., 14 IV 1985 г.
Секция <i>Eriostemon</i> Boiss. <i>T. polychroma</i>	24	Нахич. АССР, окр. с. Диза, 10 IV 1985 г.
<i>T. biebersteiniana</i>	24	ГССР, окр. г. Тбилиси, Телетский хр., каменистые склоны, 600 м над ур. м., 13 IV 1985 г.
<i>T. biebersteiniana</i>	48	АзССР, окр. с. Мараза, близ г. Шемаха, среди посевов и виноградников, 300 м над ур. м., 26 IV 1985 г.

длинного плеча в микрометрах. В зависимости от величины I^c мы различали метацентрические (I^c от 37.5 до 50.0), субметацентрические (I^c от 25.0 до 37.4), субacroцентрические (I^c от 12.5 до 24.9) и акроцентрические (I^c от 0 до 12.4) хромосомы (Агапова, Гриф, 1982). Определяли также толщину и суммарную длину хромосом гаплоидного набора.

Полученные результаты представлены в табл. 2 и на рис. 1.

Результаты и обсуждение

T. julia. Все хромосомы кроме IV и VI — субметацентрические с очень близкими I^c . Длина хромосом варьирует от 6.5 до 13 мкм (рис. 1, 1; рис. 2, a).

T. schmidtii. В диплоидном наборе 2 метацентрические (II, V), 5 субметацентрических (I, VII, VIII, IX, X) и 5 субacroцентрических (III, IV, VI, XI, XII) хромосом. VI пара — спутничная, с точечным спутником на длинном плече. Длина хромосом от 9 до 14.8 мкм (рис. 1, 2; рис. 2, б).

T. eichleri. Морфология хромосом этого вида была изучена на материале из 4 разных популяций из Грузии и Азербайджана (табл. 1; рис. 2, в).

У *T. eichleri* из окр. г. Шемаха. Диплоидный набор представлен 2 парами (II, VIII) субмета- и метацентрических хромосом, $I^c=36$ и 37.5; 4 парами субметацентрических (V, VII, X, XII) с $I^c\approx 30$ и 6 парами субacroцентрических (I, III, IV, VI, IX, XI) хромосом. II, VII, IX, XI — спутничные. Спутники точечные, расположены на концах длинных плеч. Длина хромосом от 6.5 до 13.3 мкм (рис. 1, 3a). Приблизительно такой же кариотип имеют представители другой популяции из АзССР, только у них спутничные хромосомы не обнаружены (рис. 1, 3б).

Представители того же вида из Вашлованского заповедника имеют только 1 пару метацентрических (III), 4 пары субметацентрических (IX—XII) и 7 пар субacroцентрических (I, II, V—VIII) хромосом. I—IV пары более длинные (от 10.8 до 13 мкм), остальные VI—XII пары приблизительно одинаковой длины

ТАБЛИЦА 2

Параметры кариотипов кавказских видов рода *Tulipa*

Вид	Центромерный индекс I ^c , % (верхняя строка)												Суммарная длина гап- лоидного набора
	Длина хромосом, мкм (нижняя строка)												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
<i>T. julia</i>	28.8 13.0	25.0 12.0	30.4 11.5	23.8 10.5	31.6 9.5	23.0 8.8	29.4 8.5	25.0 8.0	31.0 7.3	29.6 6.8	26.0 6.8	30.8 6.5	109.0
<i>T. schmidtii</i>	25.4 14.8	40.7 13.5	21.0 13.0	23.0 12.0	39.0 11.5	23.8 10.5	29.3 10.3	25.0 10.0	31.6 9.5	26.3 9.5	21.6 9.3	22.2 9.0	143.0
<i>T. eichleri (a)</i>	19.0 13.3	36.0 12.5	22.7 11.0	21.0 10.8	27.7 9.0	23.0 8.8	29.4 8.5	37.5 8.0	22.0 8.0	28.6 7.0	22.2 6.8	30.8 6.5	110.0
<i>T. eichleri (б)</i>	21.7 11.5	21.0 10.8	38.0 10.5	20.0 10.0	27.8 9.0	25.7 8.8	25.0 8.0	35.5 7.8	26.7 7.5	27.6 7.3	35.7 7.0	33.3 6.8	104.8
<i>T. eichleri (в)</i>	19.2 13.0	15.7 12.8	38.0 12.5	22.7 11.0	23.3 10.8	21.6 9.3	22.2 9.0	20.0 8.8	26.5 8.5	25.8 7.8	33.3 7.5	27.6 7.3	118.0
<i>T. eichleri (г)</i>	22.2 11.3	19.5 10.3	35.0 10.0	22.5 10.0	23.7 9.5	27.8 9.0	20.6 8.5	26.7 7.5	24.0 7.25	28.6 7.0	33.3 6.8	30.8 6.5	103.5
<i>T. polychroma</i>	25.0 11.0	23.3 10.8	20.0 10.0	31.6 9.5	29.4 8.5	32.3 7.8	27.6 7.3	21.0 7.3	21.0 7.3	25.0 7.0	26.0 6.8	25.0 6.0	99.0
<i>T. biebersteiniana</i> 2n	22.0 12.5	18.7 12.0	20.5 11.0	35.7 10.5	25.6 9.8	16.2 9.3	22.0 9.0	20.6 8.5	28.0 8.0	32.0 7.0	22.0 6.8	26.9 6.5	110.8
<i>T. biebersteiniana</i> 4n	17.4 11.5	20.0 10.0	36.8 9.5	14.3 8.8	35.3 8.5	13.3 7.5	28.6 7.0	15.4 6.5	30.8 6.5	23.0 6.5	33.3 6.0	33.3 6.0	94.3

Примечание. a—г — см. рис. 1.

и отличаются по I^c. Точечные спутники на длинных плечах имеются у 2 пар (III и VIII). Длина хромосом от 7.3 до 13 мкм (рис. 1, 3e). У представителей другой популяции из Грузии длина и число различных типов хромосом приблизительно такие же. Спутничные хромосомы не обнаружены (рис. 1, 3g).

T. polychroma. Хромосомный набор представлен 8 парами субметацентрических (I, IV—VII, X—XII) и 4 парами субacroцентрических (II, III, VIII, IX) хромосом. Длина хромосом от 6 до 11 мкм (рис. 1, 4; 2, g).

T. biebersteiniana. Были исследованы представители двух популяций. Растения из окр. г. Тбилиси имеют $2n=24$. Диплоидный набор состоит из 5 пар субметацентрических (IV, V, IX, X, XII) и 7 пар субacroцентрических (I—III, VI—VIII, XI) хромосом. Длина хромосом от 6.5 до 12.5 мкм (рис. 3, a).

Растения из окр. с. Мараза оказались тетраплоидами с $2n=48$. Анализ кариотипа показал, что все хромосомы можно разбить на 12 групп, состоящих из 4 одинаковых хромосом по длине и центромерному индексу, аналогичным хромосомам диплоидов. Длина хромосом от 6 до 11.5 мкм (рис. 1, 5b). Таким образом, здесь, по-видимому, имеет место автополиплоидия (рис. 3, b).

Вопрос об объеме хромосом и содержании ДНК в настоящей работе не рассматривается.

Проведенное нами кариологическое изучение 5 кавказских видов рода *Tulipa* подтвердило их основное число $x=12$. Все виды оказались диплоидами, только *T. biebersteiniana* кроме диплоидной представлен еще и тетраплоидной формой. Изученные виды имеют хромосомы 3 типов: метацентрические, субметацентрические и субacroцентрические. У 2 видов обнаружены спутничные хромосомы: у *T. eichleri* — 4 пары, у *T. schmidtii* — 1 пара. Спутники всегда точечные, расположены на конце длинного плеча.

Полученные нами данные по числу и морфологии хромосом представителей рода *Tulipa* в общем соответствуют литературным данным (Newton, 1927; Upcott, La Cour, 1936; Woods, Bamford, 1937; Бочанцева, 1962; Blakey, Vosa, 1981, 1982, и др.). Однако вторичные перетяжки, указанные этими авторами, для *T. biebersteiniana*, *T. eichleri*, *T. schmidtii* и *T. polychroma* на наших препаратах не обнаружены.

Upcott, La Cour (1936) выделяли *T. schmidtii* по особенностям морфологии хромосом. Длинные и тонкие хромосомы этого вида с медианными и субмедианными перетяжками, как подчеркивают авторы, более похожи на хромосомы видов рода *Fritillaria*. Это дало основание D. Hall (1940) в его монографии рассматривать тюльпан Шмидта как обособленный вид, не входящий ни в одну из секций. К сожалению, происхождение материала не указывается. В нашем материале *T. schmidtii* также обладает большей длиной хромосом по сравнению с другими исследованными видами. Однако ни вторичные перетяжки, ни какие-либо другие морфологические особенности, по которым можно особо выделить данный вид, нами не обнаружены.

Для *T. eichleri* нами установлена популяционная кариотипическая изменчивость по наличию и числу спутничных хромосом, по соотношению различных типов хромосом. Изучение растений в природе, а также гербарных образцов (LE, TBI, TGM) убеждают нас в правильности вывода W. Marais (1984) об идентичности *T. eichleri* и *T. undulatifolia* Boiss., описанного из Западной Турции. Действительно, образцы, собранные на Кавказе и в Турции, тождественны по всем основным морфологическим признакам: луковицы с бурыми или коричневыми чешуями, с внутренней стороны с прижатыми волосками, особенно у верхушки и основания, стебель и цветоножка опушенные, листья в числе 3—4, по краям волнистые, с сизым налетом, опушенные, по краю реснитчатые, цветок один, ширококолокольчатый, листочки околоцветника красные, блестящие, у основания с ромбическим 3-вершинным пятном с широкой желтой каймой (редко без каймы), тычиночные нити черные, короче пыльников, $2n=24$. Из 2

названий приоритетным является ранее данное название — *T. undulatifolia* Boiss., 1844, Diagn. ser. 1 (5) : 57.

Изучение *T. julia* по живому материалу и гербарным образцам, сравнение его морфологических и цитологических признаков с признаками *T. montana* Lindl. убедили нас в различии этих видов и в отсутствии *T. montana* во флоре Кавказа, вопреки представлению некоторых авторов (Габриэлян, Погосян, 1971; Федоров, 1972). Покровные чешуи лукович у *T. julia* с внутренней стороны обильно паутинисто-мохнаты по всей поверхности, а у *T. montana* это опушение наблюдается в основном в верхней части чешуй и образует характерный пучок волосков, выходящих из верхушки луковичы. Листочки околоцветника *T. julia* у основания имеют темное пятно с желтой каймой, пыльники черные, пыльца коричнево-лиловая, тогда как у *T. montana* желтая кайма вокруг черного пятна отсутствует, пыльники и пыльца желтые. В отличие от *T. montana* у *T. julia* формы с желтыми цветками не известны.

Сравнивая полученные нами кариологические данные по *T. julia* с результатами работы Габриэлян, Погосяна (1971), полученными на растениях из другой популяции, можно констатировать популяционную кариотипическую изменчивость для этого вида по наличию спутничных хромосом и числу различных типов хромосом.

Популяционная кариотипическая изменчивость по числу хромосом $2n=24$ и 48 обнаружена у *T. biebersteiniana*. Как уже указывалось, мы предполагаем, что здесь имеет место автополиплоидия. У тюльпанов, по данным G. Kroon, J. Eijk (1977), часто возникают диплоидные гаметы. Кроме 4-кратного повторения в кариотипе полиплоидной формы одинаковых по морфологии хромосом, подтверждением этого предположения может служить также тот факт, что в непосредственной близости от данной популяции встречается еще только 1 представитель рода — *T. eichleri*, относящийся к другой секции — *Tulipa*. Виды разных секций в природе не гибридизируют (Hall, 1940). Растения, оказавшиеся тетраплоидами, при общем морфологическом сходстве с диплоидами отличаются от них более крупными размерами всех частей растения, большим числом листьев (их 3—4 вместо 2—3), более крупными луковичами с грубыми прижатыми волосками у верхушки покровных чешуй. Произрастают они как сорняки среди посевов и виноградников. Различия в размерах полиплоидных растений при морфологическом и цитологическом сходстве с диплоидами отмечали Upcott, La Cour (1936), приводя в качестве примера диплоидный вид *T. australis* Link и соответствующий тетраплоид *T. sylvestris* L. и др. Hall (1940) указывал, что полиплоидные формы тюльпанов, как правило, произрастают на окультуренных землях и на меньшей высоте, чем диплоиды, из которых они возникли.

Еще А. И. Введенский (1935 : 354) в примечании к *T. biebersteiniana* указывал, что «с первых дней знакомства с кавказско-украинскими *T. sylvestris* s. l. ботаники пытались разделить его обычно на две единицы различного таксономического и систематического значения, в новое время на это особенно толкала его двойственная экология». На наличие двух основных экологических форм или рас *T. biebersteiniana* — лугово-лесной — мезофильной и степной — ксерофильной — указывают и последующие авторы (Бочанцева, 1962; Мордак, 1979; Габриэлян, Григорян, 1985). Эти формы различаются шириной и толщиной листьев и стебля, наличием сизого воскового налета на них, степенью жесткости и окраской покровных чешуй лукович, размерами и окраской листочков околоцветника; они встречаются по всему ареалу и связаны множеством переходных форм. В современных работах *Tulipa biebersteiniana* идентифицируют с мезофильным *Tulipa sylvestris* (Marais, 1984) или ксерофильным — *Tulipa sylvestris* subsp. *australis* (Link) Pamp. (Grey-Wilson, Matthews, 1980), что мы считаем вполне обоснованным. *Tulipa sylvestris* subsp. *sylvestris* — растения с диаметром стебля больше, чем 2.5 мм, нижний лист 1—

2 см шир., наружные листочки околоцветника 36—38 мм дл., 8—18 мм шир., чаще с зеленоватым или фиолетовым оттенком, внутренние — 35—70 мм дл., 16—26 мм шир., тычиночные нити 9—14 мм дл., пыльники 4—9 мм дл., $2n=24$, 48. Встречается на лугах, на лесных полянах, среди кустарников, как сорняк среди посевов и виноградников. *T. sylvestris* subsp. *australis* — растения с диаметром стебля не более 2 мм, нижний лист уже 1—2 см, наружные листочки околоцветника 20—35 (37) мм дл., 4.5—9 мм шир., чаще с фиолетовым или розоватым оттенком (иногда зеленоватые), внутренние — 21—36 мм дл., 6—16 мм шир., тычиночные нити 5—8 мм дл., пыльники 2.5—4 мм дл., $2n=24$. Встречается на горных полянах, каменистых склонах, в степях.

В результате проведенного исследования 5 кавказских представителей рода *Tulipa* можно сделать следующие выводы.

1. Все изученные виды оказались диплоидными с $2n=24$ кроме *T. biebersteiniana*, который представлен еще и тетраплоидной формой $x=12$.

2. Для изученных популяций *T. eichleri* характерна кариотипическая изменчивость по соотношению различных типов хромосом, наличию и количеству спутников. На основании сопоставления по основным морфологическим признакам мы подтверждаем мнение Marais (1984) об идентичности *T. eichleri* и *T. undulatifolia*, в результате чего *T. eichleri* становится синонимом последнего.

3. Сравнение по признакам внешней морфологии и по числу хромосом видов *T. julia* и *T. montana* показало, что растения с признаками последнего вряд ли встречаются на Кавказе.

4. На основании сравнения имеющихся систематических и кариологических данных *T. biebersteiniana* следует считать синонимом *T. sylvestris* с делением на 2 подвида. Мезофильную расу *T. biebersteiniana* следует относить к *T. sylvestris* subsp. *sylvestris*, ксерофильную — к subsp. *australis*.

Работа проводилась в лаборатории биосистематики и цитологии растений БИН АН СССР. Считаю своим приятным долгом искренне поблагодарить О. И. Захарьеву и Е. В. Мордак за постоянные консультации и ценные советы при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1932. Т. 67, № 9. С. 1280—1284. — Бочанцева З. П. Отдаленная гибридизация у тюльпанов // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 239—252. — Бочанцева З. П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 406 с. — Бочанцева З. П. О числах хромосом // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, Изд-во АН УзССР, 1972. Вып. 9. С. 45—53. — Введенский А. И. Род *Tulipa* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320—364. — Габриэлян Э. Ц., Григорян А. А. О новой находке исчезнувшего вида *Tulipa sylvestris* L. в Армении // Биол. журн. Арм. 1985. Т. 38, № 5. С. 447—448. — Габриэлян Э. Ц., Погосян А. И. К таксономическому и кариологическому изучению армянских тюльпанов // Биол. журн. Арм. 1971. Т. 24, № 5. С. 51—60. — Гроссгейм А. А. Род *Tulipa* // Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Вып. 1. С. 221—224. — Гроссгейм А. А. Род *Tulipa* // Определитель растений Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 620—621. — Мамедова С. А., Аскеров И. Т., Ибадов О. В., Алекперов У. К. Хромосомные числа некоторых дикорастущих тюльпанов флоры Азербайджана // Изв. АН АЗССР. Сер. биол. наук. 1985. № 6. С. 30—31. — Мордак Е. В. Род *Tulipa* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 232. — Федоров Ан. А. Род *Tulipa* // Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. С. 324. — Baker J. G. Revision of the genera and species of *Tulipeae* // J. Lin. Soc. London (Bot.). 1875. Vol. 14. P. 211—310. — Blakey D. H., Vosa C. G. Heterochromatin and chromosome variation in cultivated species of *Tulipa* subgenus *Eriostemon* // Plant Syst. Evol. 1981. N 139. P. 47—55. — Blakey D. H., Vosa C. G. Heterochromatin and chromosome variation in cultivated species of *Tulipa*, subg. *Leiostemon* // Plant Syst. Evol. 1982. N 139. P. 163—178. — Boissier E. T. *undulatifolia* Boiss. // Diagn. Ser. 1. 1844. Vol. 1, N 5. P. 57. — Grey-Wilson C., Matthews V. A. *Tulipa* L. // Flora Europaea. London: Cambr. Univ. Press. 1980. Vol. 5. P. 28—31. — Guignard L. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les *Tulipa* // Ann. Sci. Natur. Bot. 1900. Vol. 8, N 11. P. 365. — Hall D. A. The genus *Tulipa*. London, 1940. 171 p. — Kroon G. H., Eijk J. P. van. Polyploidy in tulips (*Tulipa* L.). The occurrence of diploid gametes // Euphytica. 1977. Vol. 26, N 1. P. 63—

66. — *Marais W. Tulipa L. // Flora of Turkey. 1984. Vol. 8. P. 302—311. — Newton W. C. F. Chromosome studies in Tulipa and some related genera // J. Lin. Soc. London (Bot.). 1927. N 47. P. 339—354. — Regel E. Descriptiones plantarum novarum in regionibus Turkestanicis. 15. Enumeratio specierum hucusque cognitarum generis Tulipae // Тр. СПб. бот. сада. 1873. Т. 2. С. 437—457. — Upcott M., La Cour L. The genetic structure of Tulipa. I. A chromosome survey // J. Genetics. 1936. Vol. 33, N 2. P. 237—254. — Wendelbo P. Tulipa L. // Flora of Iraq. 1985. Vol. 8. P. 82—87. — Woods M. W., Bamford R. Chromosome morphology and number in Tulipa // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24, N 4. P. 175—185.*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 I 1988.

УДК 581.446.1/581.446.45 : 633.18

Бот. журн., т. 74, № 2

Л. Р. Петрова, А. Г. Ляховкин

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЕЛЕННЫХ ЧАСТЕЙ СОЦВЕТИЯ *ORYZA SATIVA (POACEAE)*

L. R. PETROVA, A. G. LYAKHOVKIN. ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL
FEATURES OF THE GREEN PARTS OF INFLORESCENCE IN *ORYZA SATIVA (POACEAE)*

Проведены исследования морфологии соцветия, колоска, цветка и цветковых чешуй. Особое внимание уделено расположению и развитию ассимиляционной паренхимы в осях соцветий и цветковых чешуй в фазу цветения.

До настоящего времени в литературе слабо освещена морфология соцветия, колоска, цветка, цветковых чешуй у *Oryza sativa* L. (Цвелев, 1976). Отсутствуют работы по анатомическому строению осей соцветия и цветковых чешуй. Между тем уже давно высказана мысль о том, что чешуям колоса принадлежит большая роль в накоплении энергетических веществ в зерне, а по мере старения листьев роль чешуй в синтезе веществ возрастает (Мацков, 1938; Кулешов, 1951, и др.).

Большинство исследователей (Петинов, Павлов, 1957, 1960; Полимбетова, Мамонов, 1963, и др.) считает, что за счет чешуй накапливается около 30 % веса зерна. Определенное значение в накоплении сухого вещества придается также осям (Сыбанбеков, 1965, 1966а, б).

Вопросу о роли отдельных органов растений пшеницы, особенно чешуй, в формировании зерновки злаков посвятили свои исследования Н. С. Петинов и А. Н. Павлов (1957, 1960), Л. Р. Петрова (1958), а также Ф. А. Полимбетова и Л. К. Мамонов (1963). В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1940а, б) связывали структурные особенности колосковой и нижней цветковой чешуй с выполняемыми ими функциями. Они отмечали, что урожай зерна злаков находится в теснейшей зависимости от таких частей колоса, как колосковые и цветковые чешуи, формирование которых заканчивается к моменту оплодотворения.

Колосковые и цветковые чешуи злаков являются образованиями, принимающими активное участие в развитии и росте завязи, а также в наливе и созревании зерновки. Они не только являются органами, осуществляющими фотосинтез, но и обладают хорошо развитой гидроцитной системой, выполняющей роль регулятора количества влаги в клетках зерновки, а также имеющей защитную

функцию на протяжении всего периода развития и созревания зерновки (Петрова, 1958; Османова, 1964; Сыбанбеков, 1965, 1966б, и др.).

Целью нашего исследования было изучение морфологии соцветия, колоска и цветковых чешуй *Oryza sativa*. Особое внимание уделено расположению и развитию ассимиляционной паренхимы в осях соцветия и цветковых чешуях в фазу цветения.

Материал и методика

Для исследования был взят высокопродуктивный устойчивый к полеганию сорт риса Краснодарский 424. Морфологию соцветия, колоска и цветковых чешуй изучали на фиксированном в 70 %-ном спирте материале с помощью бинокулярной лупы. Рисунки выполняли с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-1 при одном увеличении — 7×10 . Срезы изготавливали с помощью лезвия ручной бритвы и замораживающего микротомы; окрашивали сафранином и водным синим. Изучали срезы, сделанные у основания, в средней и верхней частях цветковых чешуй. Срезы заключали в глицерин. Электронно-микроскопические снимки сделаны на сканирующем электронном микроскопе JEOL 35C.

Результаты исследования

Морфология соцветия. Общее соцветие риса изучаемого сорта — слегка пониклая метелка средней плотности (4.5—6), крупная — 20—22 см (рис. 1, В). От главной оси метелки поодиночке, попарно или мутовками отходят оси I и II порядков. На осях обоих порядков располагаются одноцветковые колоски в числе от 3 до 9 (рис. 1, А). Ось колоска очень короткая (от 1 до 10 мм), довольно сильно сплюснутая с боков. Колосковых чешуй 2, очень коротких, тонких, остроконечных, с одной средней жилкой, покрытых по краям редкими короткими одноклеточными волосками (рис. 1, А, В). Цветковых чешуй 2. Нижняя цветковая чешуя кожистая, ладьевидная, на верхушке с туповатым острием. По ребру и по краям до средней части чешуи отходят длинные, остроконечные, одноклеточные волоски. Особенно густо они располагаются на верхушке. Вся поверхность чешуи покрыта бугорками и короткими волосками-шипики, расположенными правильными рядами (рис. 1, Г). Нижняя цветковая чешуя снабжена 5 жилками (рис. 1, Ж).

Верхняя цветковая чешуя также ладьевидной формы, на верхушке островатая, по ребру и на верхушке покрыта одноклеточными волосками. По всей поверхности, так же как и у нижней цветковой чешуи, продольными ровными рядами расположены окремелые бугорки и короткие волоски-шипики. Жилок 3 (рис. 1, Е, Ж).

В отличие от других злаков края цветковых чешуй (нижней и верхней) плотно заходят друг за друга и образуют своего рода замок, который препятствует их расхождению даже тогда, когда вся свободная полость будет занята разросшейся зерновкой (рис. 1, Ж). Молодая завязь свободно растет и развивается в полости, образованной нижней и верхней цветковыми чешуями. Создается очень благоприятная воздушная камера для развивающейся зерновки. В верхней своей части чешуи не соединяются, полукруглые выступы цветковых чешуй образуют трубчатое отверстие, опушенное трихомами.

Цветок риса имеет две свободные лодикулы. Они широкоовальные или продолговатые с намечающимися жилками. Лодикулы голые, реже с немногочисленными волосками по краям. Тычинок 6, завязь голая, продолговатой формы, с 2 длинными рыльцевыми ветвями на коротких столбикообразных основаниях. От каждой ветви I порядка отходят ветви II и III порядков, покрытые одноклеточными рыльцевыми волосками (папиллами) (рис. 1, Д).

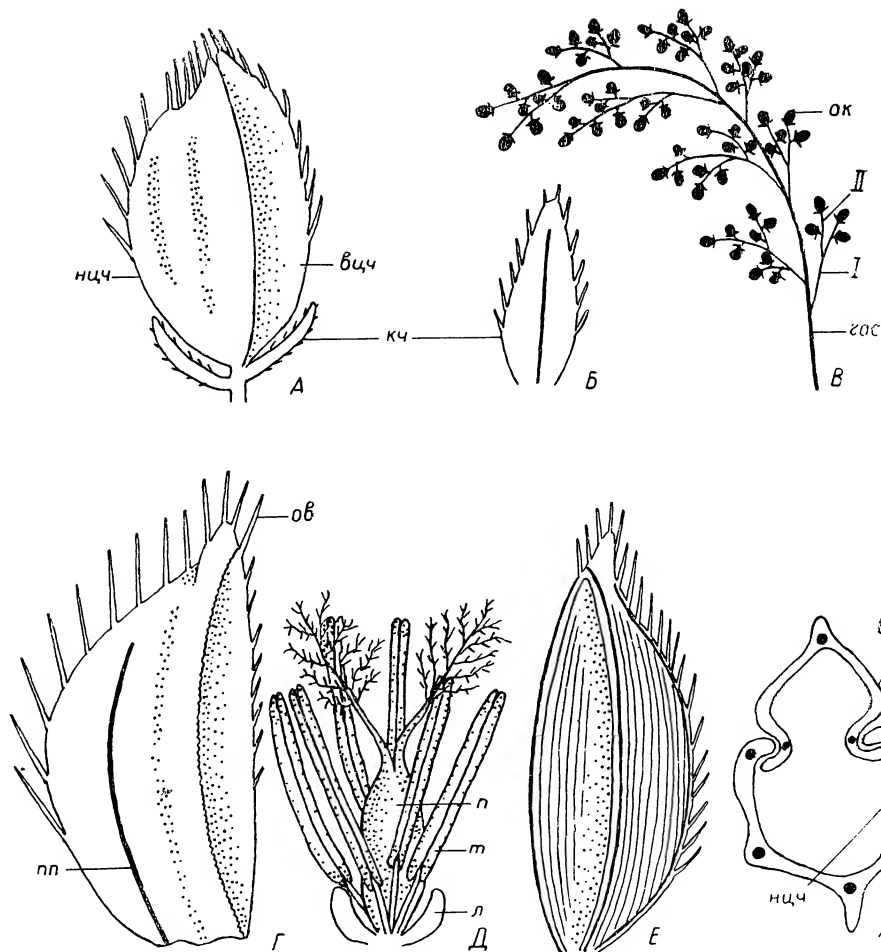


Рис. 1. Морфология соцветия и цветка *Oryza sativa*.

А — одноцветковый колосок, Б — колосковая чешуя, В — соцветие, Г — нижняя цветковая чешуя, Д — цветок, Е — верхняя цветковая чешуя, Ж — схема поперечного среза цветковых чешуй; нцч — нижняя цветковая чешуя, вцч — верхняя цветковая чешуя, кч — колосковая чешуя, зос — главная ось соцветия, I — ось первого порядка, II — ось второго порядка, ок — одноцветковый колосок, л — лодулки, пп — проводящий пучок, ов — одноклеточный волосок, т — тычинка, п — пестик.

Анатомия осей соцветия и цветковых чешуй. Главная ось метелки имеет видимую на глаз ребристость. Снаружи она покрыта однослойной эпидермой. Двумя рядами располагаются закрытые коллатеральные проводящие пучки. В наружном ряду они мелкие, лежат в механической ткани, представленной лубяными волокнами. Эта ткань прерывается многочисленными участками хлорофиллоносной паренхимы, расположенной по обеим сторонам мелких проводящих пучков. Клетки хлорофиллоносной паренхимы густо заполнены зелеными пластидами. Внутренний ряд составляют более крупные пучки, окруженные склеренхимой. Флоэма в проводящих пучках обращена к наружной части оси метелки. Хорошо выделяются 2 крупных пористых сосуда (метаксилема), в некоторых пучках — спиральный и кольчатый сосуды и во всех — воздушная полость (лакуна протоксилемы). Располагаются крупные пучки в паренхимной ткани, клетки которой содержат небольшое количество зеленых пластид. Центральная часть главной оси метелки представлена

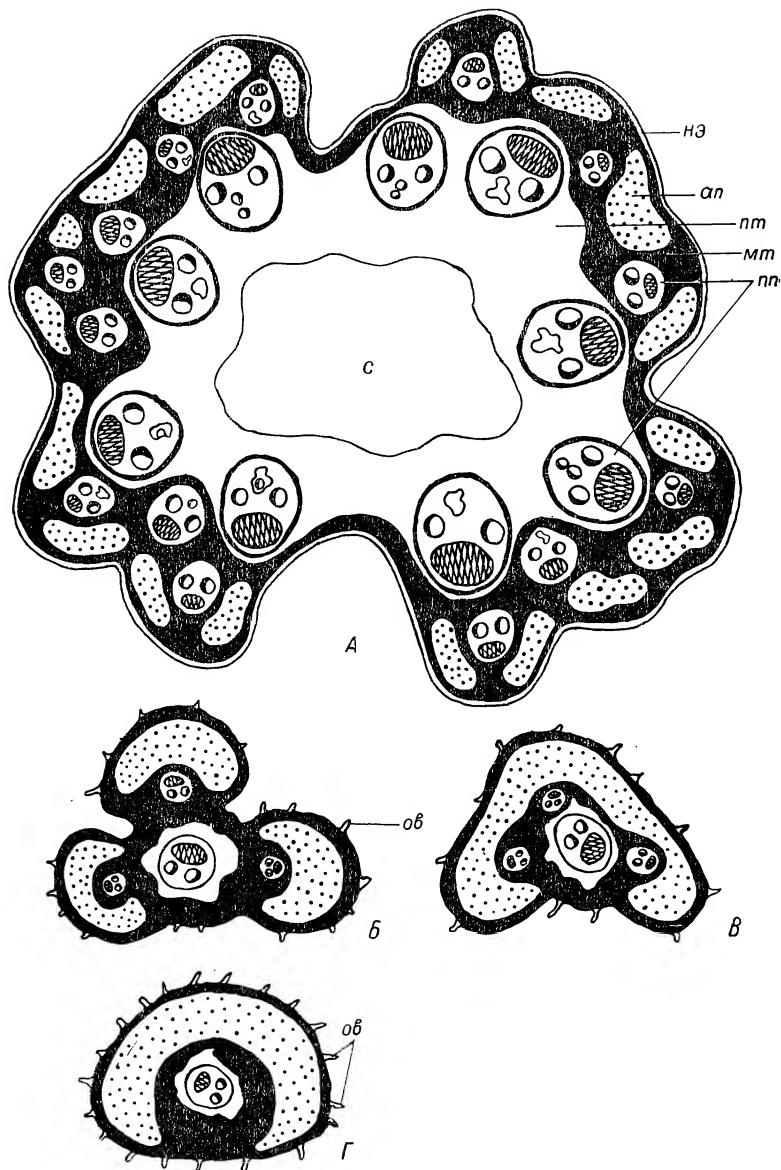


Рис. 2. Схемы поперечных срезов осей соцветия.

А — главная ось соцветия, Б — ось первого порядка, В — ось второго порядка, Г — ось колоска; нэ — наружная эпидерма, мт — механическая ткань, ап — ассимиляционная паренхима, пт — паренхимная ткань, с — сердцевина. Остальные обозначения как на рис. 1.

крупноклетной сердцевинной (рис. 2, А). Ось I порядка метелки трехреберная, покрыта редкими короткими одноклеточными волосками. Большую часть каждого ребра занимает хлорофиллоносная паренхима, окруженная механической тканью. В центральной части оси расположен один крупный пучок, а под каждым ребром — по одному мелкому проводящему пучку (рис. 2, Б).

Ось II порядка метелки имеет на поперечном срезе подковообразную форму. Под довольно тонким слоем склеренхимы, окружающей всю ось, большим полукруглым массивом располагается хлорофиллоносная паренхима; 3 мелких

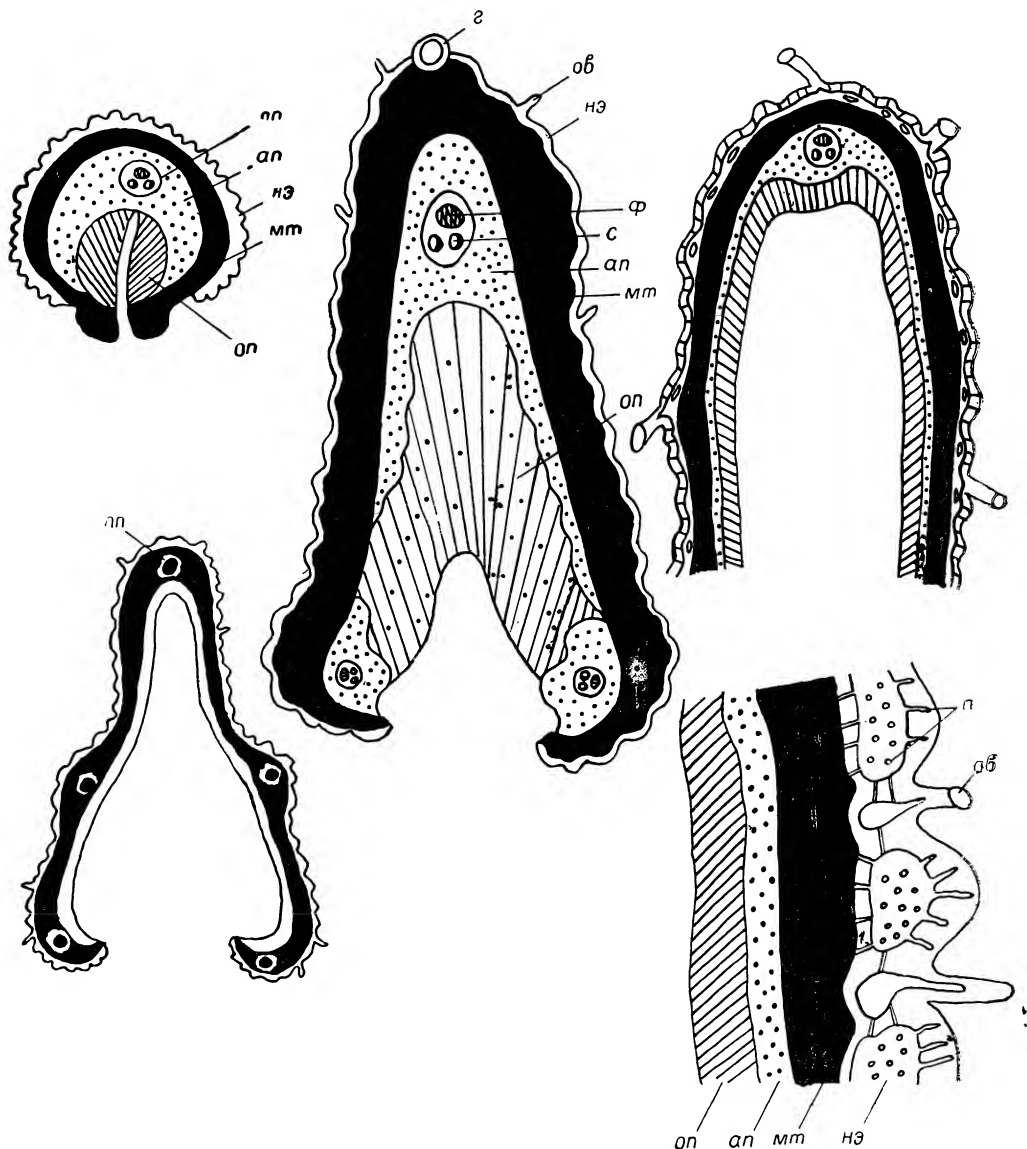


Рис. 3. Поперечные срезы верхней части нижней цветковой чешуи.

ф — флоэма, с — сосуды, оп — основная паренхима, п — поры, г — гидатода. Остальные обозначения как на рис. 1 и 2. ...

проводящих пучка погружены в механическую ткань, один крупный пучок находится в центральной части оси (рис. 2, В).

Ось колоска очень короткая, почти округлой формы, густо покрыта короткими одноклеточными волосками. В центре оси проходит один крупный проводящий пучок. Хлорофиллоносная паренхима занимает больше половины всей площади поперечного среза оси колоска (рис. 2, Г).

В зрелой нижней цветковой чешуе можно различить следующие ткани: эпидерму наружную и внутреннюю, гидроцитную ткань, склеренхиму, ассимиляционную основную паренхиму, проводящие пучки. На ранней стадии развития (до цветения) чешуи наружная и внутренняя эпидермы представлены крупными клетками, механическая ткань выражена слабо, клетки мезофилла хорошо раз-

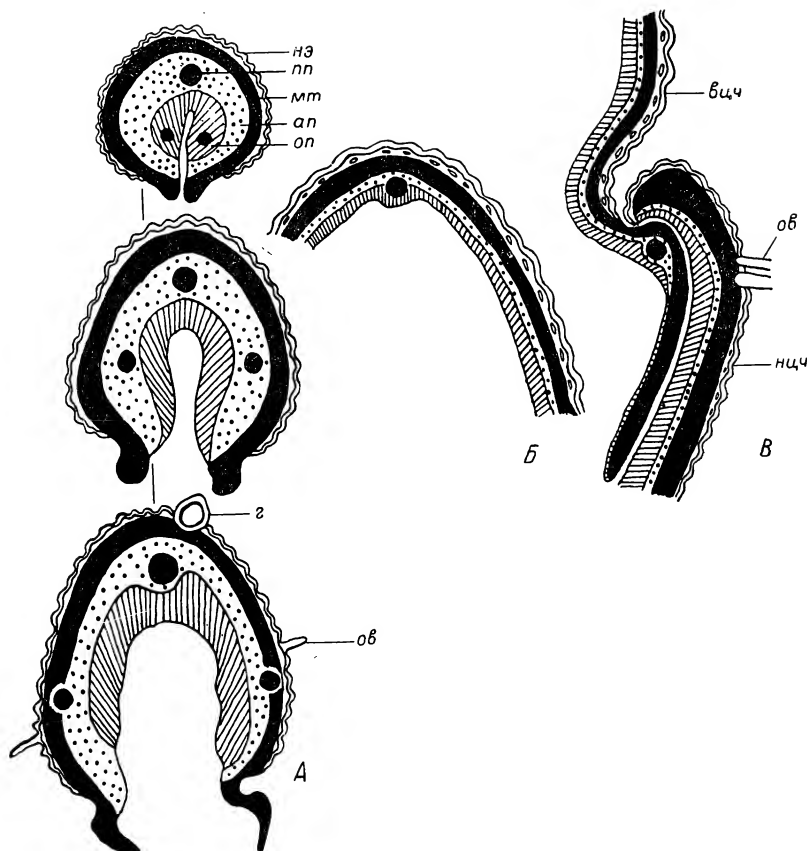


Рис. 4. Поперечные срезы верхней цветковой чешуи.

А — верхняя часть, Б — нижняя часть, В — замок, образованный нижней и верхней цветковыми чешуями. Остальные обозначения как на рис. 1—3.

делены на 2 слоя — столбчатую и губчатую паренхиму. Внутренняя эпидерма на ранней стадии развития в 1.5 раза больше всех тканей чешуи. По мере созревания цветка оболочки клеток наружной эпидермы сильно утолщаются, образуется много простых пор. Наружные стенки их образуют пирамидальные выступы (бугорки), инкрустируются кремнием и к моменту созревания зерновки теряют воду. Наружная эпидерма при этом образует правильные ряды пирамидальных клеток (рис. 3, см. таблицу на вклейке). Наружные стенки эпидермальных клеток покрыты как бы сосочками или бородавчато-подобными выростами, имеющими более светлые очертания по сравнению с другими частями оболочки. Это так называемые микробугорки, описанные ранее у цветковых чешуй бамбуков (Петрова, 1975). Их можно обнаружить только под сканирующим электронным микроскопом (см. таблицу на вклейке). Между эпидермальными клетками на наружной (абаксальной) поверхности нижней цветковой чешуи редко расположены довольно длинные, с заостренной верхушкой, одноклеточные волоски. Они также имеют кремневшую оболочку (рис. 3; см. таблицу на вклейке, А). Внутренняя (адаксимальная) поверхность нижней цветковой чешуи представлена эпидермальными клетками с менее утолщенными оболочками. Над жилкой расположены удлиненные основные клетки эпидермы, имеющие извилистые бугристые оболочки с большим количеством пор. Четко видна продольная бороздчатость поверхности эпидермы (см. таблицу на вклейке, В). По мере удаления от главной жилки клетки внутренней эпидермы приобре-

тают паренхимный характер. Они состоят из многогранных паренхимных клеток с большим числом пор в их оболочках (см. таблицу на вклейке, Б). Среди клеток внутренней эпидермы волосков мы не обнаружили.

Под наружной эпидермой чешуи располагается гидроцитная ткань. Она формируется в результате утолщения оболочек клеток мезофилла, в которых появляются простые поры, а вся ткань приобретает гидроцитный характер. В цветковых чешуях риса очень трудно отделить гидроцитную ткань от механической, представленной склеренхимой. Клетки ее имеют также очень толстые оболочки. Гидроцитная ткань и склеренхима представляют собой мощный скелет чешуи.

Ассимиляционная паренхима представлена тонкостенными клетками с большим числом пластид. Эта ткань располагается неравномерно по длине чешуи: на верхушке она занимает большую площадь по сравнению с другими тканями, в средней и нижней частях располагается тонким слоем, увеличиваясь в размере возле проводящих пучков и в краевых частях. Значительно большая часть мезофилла представлена основной паренхимой, расположенной под ассимиляционной тканью. Клетки ее располагаются рыхло, имеют тонкие оболочки. В них редко встречаются зеленые пластиды. Эта ткань примыкает непосредственно к внутренней эпидерме цветковой чешуи.

Верхняя цветковая чешуя по сравнению с нижней меньшего размера, но более толстая (рис. 4). По структуре тканей она не отличается от нижней. На верхушках обеих чешуй имеется единственная железистая клетка. Вместе с водой она выделяет различные соли и органические вещества (Мирославов, 1970). Продукты секреции выделяются через клеточную оболочку и кутикулу, в которой находятся субмикроскопические поры. В отличие от нижней цветковой чешуи гидроцитная ткань и склеренхима заходят в края верхней чешуи дальше других тканей, придавая прочность той части чешуи, где они образуют замок. Ассимиляционная ткань более развита в верхней части чешуи (рис. 4, А—В). В нижней части, примыкающей непосредственно к зерновке, в основной паренхиме много крахмальных зерен и друз оксалата кальция.

Заключение

В последние десятилетия исследования злаковых растений физиологами и селекционерами направлены на изучение фотосинтетической деятельности отдельных видов и сортов, а также на выявление доли участия отдельных частей растений в формировании урожая зерна. Долгое время считалось, что основным органом фотосинтеза и источником ассимилятов является листовая пластинка. Продуктивность ценоза или отдельного растения определялась чаще всего размерами ассимиляционного аппарата, характеризующегося величиной площади листьев. Однако после детального анализа условий реализации элементов продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя Ю. Б. Коновалов (1981) определил, что селекция должна выявлять и создавать формы, у которых потребности соцветия находятся в соответствии с возможностями ассимиляционного аппарата. По мнению Э. Нальборчика (1983), селекционное направление на увеличение площади листовой поверхности противоречит основному свойству высокопродуктивного ценоза, в котором необходимо увеличивать число растений, сохраняя высокую продуктивность каждого из них. Увеличение листовой поверхности при этом резко ухудшает световые условия фотосинтеза. Следовательно, необходимо изучать фотосинтетическую способность других зеленых частей растения. Особый интерес представляет соцветие, так как формирование урожая зерна происходит в основном при уменьшении ассимиляционной поверхности листьев в конце вегетационного периода.

О высокой фотосинтетической активности осевых органов растений свидетельствуют исследования С. Н. Махаринца (1970), Л. Т. Evans с соавторами

(1975), Ю. Б. Коновалова (1981), В. А. Кумакова (1985). С использованием метода быстрого и точного одновременного определения интенсивности фотосинтеза и фотосинтетической активности отдельных органов растений в регулируемых условиях Нальборчик (1983) установил долю участия каждого зеленого органа в формировании урожая четырех хлебных злаков. Самый высокий фотосинтез соцветия выявлен у овса. Среднее участие этого органа в общем фотосинтезе растений составляет: 12 % у пшеницы, 15 у тритикале, 23 у ржи, 29 у ячменя и 41 % у овса. На основании этих данных Нальборчик рассчитал, что в 1976—1978 гг. в Польше образование урожая зерна происходило за счет листовых пластинок на 40, соломины — на 37 и соцветия — на 23 %.

В связи с общепринятым в последнее время направлением селекции короткоствелых сортов злаковых культур обращается внимание на долю участия зеленых органов растений в формировании урожая зерна за счет продуктивного фотосинтеза.

Немаловажную роль в формировании зерновки риса играет хлорофиллоносная паренхима осей метелки и цветковых чешуй. В наших ранних исследованиях (Ляховкин, Ельцов, 1976) была отмечена отрицательная связь массы 1000 зерен и числа выполненных колосков с плотностью метелки. Кроме того, установлена физиологическая и физическая разнокачественность семян, расположенных в верхней, средней и нижней частях метелок (Алешин и др., 1986), которая показывает, что масса зародышей семян из верхней части была на 12 % и эндосперма на 13 % выше, чем из нижней части. У зерновок из верхних частей накапливается больше нуклеиновых кислот и фосфолипидов, с уровнем содержания которых тесно связана сила роста семян. Все это показывает отрицательную роль затенения внутри метелки и необходимость создания растений риса с вертикальной развесистой метелкой, чешуи колосков и оси которой при наливе зерна находились бы в условиях, благоприятных для фотосинтеза (Ляховкин, 1987).

Сравнивая распространение ассимиляционной паренхимы в зеленых частях метелки и в листовой пластинке риса (Ляховкин, Петрова, 1968), можно заключить, что обе части растения характеризуются хорошим развитием фотосинтезирующей поверхности. Требуется дальнейшее изучение фотохимической активности их хлоропластов.

Сделанное нами измерение поверхности зеленых частей соцветия сорта Краснодарский 424 показало, что суммарно она составляет около 35 см². Такую же примерно площадь имеет и лист-флаг. Разница состоит в том, что он остается зеленым до полного созревания зерна, а цветковые чешуи начинают менять окраску по мере разрушения хлорофилла и старения тканей через 12—15 дней после цветения. Оси соцветия сохраняют фотосинтезирующую способность долгое время.

В связи с вышеизложенным становится очевидной роль формы и положения метелки риса во время налива и созревания зерна. Современные высокоурожайные сорта имеют метелки двух крайних типов: вертикальные компактные и пониклые среднеразвесистые с множеством переходных форм. Вертикальная компактная метелка, на первый взгляд, находится в хороших условиях освещенности от появления до полного созревания зерна. Однако центральная ось затенена почти полностью, а цветковые чешуи, оси I и II порядков освещаются лишь с внешней стороны. Пониклая среднеразвесистая метелка после наступления фазы молочной спелости зерна изгибается и затеняется листьями.

Идеальным типом соцветия риса является вертикальный развесистый. Такие формы уже получены нами путем гибридизации сортов европейской и филиппинской эколого-географических групп. Мы рекомендуем для дальнейшей селекции создание сортов риса с вертикальной развесистой метелкой как потенциально наиболее урожайных.

Александров В. Г., Александрова О. Г. Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // ДАН СССР. 1940а. Т. 27, № 5. С. 493—496. — Александров В. Г., Александрова О. Г. О некоторых особенностях структуры колосковых чешуй пшеницы // ДАН СССР. 1940б. Т. 27, № 5. С. 497—500. — Алейкин Е. П., Долгих С. Г., Воробьев Н. В. Физиологические особенности прорастания разнокачественных семян риса в условиях пониженных температур // Бюл. ВНИИ риса. 1986. Вып. 35. С. 35—39. — Коновалов Ю. В. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М., 1981. 176 с. — Кулешов Н. Н. Формирование, налив зерна и созревание яровой пшеницы в зависимости от условий произрастания // Записки ХСХИ. 1951. Т. 7. С. 51—139. — Кумаков В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.; 1985. 270 с. — Ляховкин А. Г. Происхождение и эволюция риса посевного // Тр. по пр. бот., ген., сел. 1987. Т. 100. С. 63—74. — Ляховкин А. Г., Ельцов Р. П. Генотипическая изменчивость и корреляционные связи элементов структуры урожая и некоторых морфологических признаков в подвиде японика риса посевного // Бюл. ВИР. 1976. Вып. 62. С. 30—37. — Ляховкин А. Г., Петрова Л. Р. Структурные особенности листа и корня некоторых полегающих и неполегающих сортов риса // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 9. С. 1209—1219. — Махаринец С. Н. Фотохимическая активность хлоропластов пшеницы и влияние на нее основных элементов минерального питания: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Кишинев, 1970. 24 с. — Мацков Ф. Ф. Этюды по физиологии яровых пшениц // Памяти Любименко. М., 1938. С. 163—177. — Мирославов Е. А. Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водно-растворимых веществ листом // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 397—404. — Нальборчик Э. Роль различных органов фотосинтеза в формировании зерна хлебных злаков // Вопросы селекции и генетики зерновых культур. М.; 1983. С. 224—230. — Османова Ф. Ш. Развитие и анатомо-морфологические особенности колосковых и цветковых чешуй початка кукурузы и их роль в формировании зерновки // Уч. зап. Каб.-Балкар. гос. ун-та. Нальчик, 1964. Вып. 20. С. 167—173. — Петинцов Н. С., Павлов А. Н. О роли отдельных органов в наливе зерна пшеницы // ДАН СССР. 1957. Т. 117, № 1. С. 146—149. — Петинцов Н. С., Павлов А. Н. Об участии колосковых чешуй пшеницы в поглощении азота при внекорневых подкормках // ДАН СССР. 1960. Т. 130. № 4. С. 929—931. — Петрова Л. Р. Развитие и анатомо-морфологические особенности чешуй у пшениц // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 8. С. 1160—1169. — Петрова Л. Р. Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 4. С. 476—481. — Полимбетова Ф. А., Мамонов Л. К. Влияние отдельных органов на налив зерна пшеницы // Тр. ин-та бот. АН КазССР. 1963. Т. 16. С. 51—63. — Сыбанбеков К. Ж. К вопросу о функциональном значении чешуй колоса пшеницы // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 12. С. 1673—1685. — Сыбанбеков К. Ж. Особенности расположения тканевых структур в чешуях колоса различных сортов пшеницы // Бот. журн. 1966а. Т. 51, № 9. С. 1321—1329. — Сыбанбеков К. Ж. Сравнительные данные по интенсивности фотосинтеза и транспирации различных органов остистых и безостых форм пшеницы // Бот. журн. 1966б. Т. 51, № 11. С. 1628—1632. — Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с. — Evans L. T., Wardlaw L. F., Fisher R. A. Wheat // Crop Physiology. 1975. P. 101—149.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 6 VII 1988.

УДК 582.26 : 631.4(470.5)

Бот. журн., т. 74, № 2

Р. Р. Кабиров

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ЖЕЛЕЗНОРУДНЫХ ОТВАЛОВ ЮЖНОГО УРАЛА

R. R. K A B I R O V. SOIL ALGAE OF IRON-ORE DUMPS OF THE SOUTHERN URALS

Рассмотрены закономерности формирования группировок почвенных водорослей в процессе самозарастания железнорудных отвалов. Проанализированы их качественные и количественные (численность, биомасса, продуктивность) характеристики. Проведено сравнение альгогруппировок промышленных отвалов с альгогруппировками фоновых территорий.

Большая часть твердых отходов, образующихся при добыче и обогащении полезных ископаемых, складывается в отвалы, которые вызывают нарушение

почвенного и растительного покрова на значительных территориях. На Урале карьерами и отвалами занято около 175 тыс. га, в перспективе эти площади будут постоянно увеличиваться за счет новых разведанных и расширения старых разрабатываемых месторождений. Из указанного количества рекультивации подвергнуты около 12 тыс. га, на остальных территориях развиваются процессы самозарастания (Лукиянец, 1985).

При зарастании промышленных отвалов активное участие принимают почвенные водоросли. В СССР изучение альгофлоры техногенных субстратов было начато работами В. В. Тарчевского и Э. А. Штиной (1966, 1967). В настоящее время развернуты исследования водорослевых сообществ шламовых, породных и золоотвалов. Установлено, что водоросли составляют начальный этап самозарастания, сукцессии почвенных водорослей различны в зависимости от вида отвала и географических условий (Штина и др., 1978; Штина, 1985).

Мы исследовали группировки почвенных водорослей на территории Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения, находящегося в горно-лесной зоне Южного Урала. Обследованим охвачены отвалы трех карьеров: Туканского, Комаровского, Ерматаевского.

Отвалы действующего Туканского карьера представляют собой систему платообразных возвышений, уступами приподнимающихся над уровнем окружающей местности. Вскрышными породами являются глины и глинистые сланцы различной плотности, наблюдается присутствие и минералов основного состава. Отвалы отработанных Комаровского и Ерматаевского карьеров формировались в межгорных понижениях. В составе горных пород также присутствуют глины и глинистые сланцы, поверхность отвалов представлена сочетанием глинистого и щебнистого материалов.

Естественное заселение отвалов высшей растительностью на первом этапе происходит за счет древесных пород. На молодых отвалах поселяются сосна и береза, а травянистый покров часто отсутствует практически полностью. Под пологом древесного молодняка начинает формироваться травяно-моховой покров, имеющий низкое проективное покрытие. На старых отвалах состав травянистой растительности становится несколько богаче. В видовом составе древесного возобновления преобладали сосна (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.), тополь (*Populus nigra* L.), ива (*Salix pentandra* L.), дуб (*Quercus robur* L.). Наряду с широко распространенными на различных отвалах полевицей (*Agrostis alba* L.), клевером (*Trifolium repens* L., *T. pratense* L.) здесь отмечались грушанка (*Pyrola minor* L.), рамишия (*Ramischia secunda* (L.) Garcke), земляника (*Fragaria vesca* L.) и другие (Баталов и др., 1983).

Изучение качественного состава и количественных характеристик почвенных водорослей проводили на 14 стационарных участках, расположенных на разновозрастных отвалах (от действующих, на которых еще продолжалась отсыпка пород, до 50-летних) и на фоновых территориях. Контрольные участки находились на расстоянии 500—1000 м от границ отвалов на пологих склонах небольших возвышенностей в смешанном сосново-березовом лесу.

С целью установления химического состава грунтов, слагающих отвалы, были проведены валовой анализ, анализ водной вытяжки и определение содержания некоторых металлов в солянокислой и водной вытяжках. Анализ проводили в центральной химической лаборатории объединения Башкиргеология. На химический состав пробы отбирали с глубины 0—20 см под кронами деревьев и на участках, лишенных высихших растений. Грунты имели слабокислую реакцию (рН 5.1—6.3), повышенное содержание окиси алюминия Al_2O_3 (от 10.8 до 16.9 %) и железа Fe_2O_3 (от 2.2 до 13.1 % в высушенной при 110 °C пробе). Они не были засолены (сумма минеральных солей колебалась в пределах 27—41 мг на 100 г грунта). Под кронами деревьев по сравнению с межкронными участками наблюдалась биогенная аккумуляция микроэлементов, в частности

концентрация марганца возросла в 32 раза, никеля в 5, кобальта в 4, цинка в 3 раза, а также обнаружено небольшое увеличение содержания кадмия, свинца, меди.

Для учета численности и определения видового состава почвенных водорослей пробы грунтов отбирали на стационарных участках по Z (зэт-образной) трансекте, расстояние между точками отбора устанавливали по таблице случайных чисел и измеряли шагами. Из 30 индивидуальных проб, взятых из слоя 0—10 см, готовили один смешанный образец для определения видового состава. Видовое разнообразие выявляли с помощью чашечных культур со стеклами обрастания и водных, приготовленных на вытяжке из грунта того же образца, который анализировали. Кроме этого, с целью установления преобладающих видов просматривали под микроскопом свежевзятый грунт.

Для количественного учета из проб объемом 50 см^3 ($5 \times 5 \times 2$) составляли смешанный образец.

Предварительно для каждого стационарного участка был рассчитан минимальный объем выборки (число индивидуальных проб, из которого составляется смешанный образец) и установлена повторность счета (число порций суспензии грунта из одного образца, просматриваемого под микроскопом), позволяющие получить достоверные результаты с ошибкой, не превышающей 20 %. Техника расчетов опубликована ранее (Кабиров, 1978). Из смешанного образца готовили необходимое количество порций этой суспензии. При количественном учете отдельно подсчитывали синезеленые и диатомовые водоросли. Зеленые и желто-зеленые под люминесцентным микроскопом различать не удается, поэтому их подсчитывали вместе (Хазиев, Кабиров, 1986). Биомассу водорослей определяли объемно-расчетным методом, продукцию вычисляли суммированием статистически достоверных приростов биомассы в течение 11 сут (с 20 по 30 VIII).

На отвалах Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения выявлено 96 видов и разновидностей почвенных водорослей, из них 6 относятся к синезеленым, 64 — к зеленым, 22 — к желтозеленым, 4 — к диатомовым. Для удобства изложения материала в дальнейшем при описании качественного состава альгогруппировок мы будем использовать следующие обозначения четырех основных отделов почвенных водорослей: С — синезеленые, З — зеленые, Ж — желтозеленые, Д — диатомовые, с указанием числа видов и разновидностей, обнаруженных из каждого отдела, и приводя в скобках их общее число. В этом случае видовой состав альгогруппировок на исследованных отвалах можно записать следующим образом: $C_6Z_{64}J_{22}D_4$ (96). На фоновом участке (контроль) качественный состав альгогруппировок выражался формулой $C_1Z_{32}J_6D_4$ (43). Всего на территории Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения выявлено 106 видов и разновидностей почвенных водорослей.

Формула качественного состава водорослевого сообщества данной территории имела следующий вид: $C_7Z_{73}J_{22}D_4$ (106). Анализируя видовой состав почвенных водорослей рассматриваемых местообитаний, следует отметить значительное преобладание зеленых и бедность флористического разнообразия синезеленых и диатомовых.

В пробах с действующих отвалов со свежей отсыпкой водоросли не обнаружены. В образцах, взятых с отвалов возрастом около одного года, найдено 3 вида зеленых: *Coccomyxa solorinae* Chod., *Myrmecia incisa* Reisinger, *Stichococcus bacillaris* Näg. Обилие их было незначительным. Видовой состав альгогруппировок 5-летних отвалов выражался формулой $C_2Z_8J_1D_1$ (12), доминанты: *Coccomyxa solorinae*, *Myrmecia incisa*.

Альгофлора 10—15- и 25—35-летних отвалов довольно сходна как по числу, так и по составу входящих в нее видов (табл. 1). Формулы видового состава альгогруппировок данных отвалов имели соответственно следующий вид: $C_5Z_{15}J_{10}D_4$ (34) и $C_5Z_{12}J_{11}D_3$ (31).

На 10—15-летних отвалах доминировали: из синезеленых — *Phormidium*

frigidum F. E. Fritsch; из зеленых: *Coccomyxa solorinae*, *Chlorosarcinopsis minor* (Hern.) Herndon; из желтозеленых — *Polyedriella helvetica* Pasch. На 25—35-летних доминировали зеленые водоросли: *Chlamydomonas gloeogama* Korsch., *Coccomyxa solorinae*, *Dictyococcus varians* Gern., *Myrmecia bisecta* Reislgl.

Наибольшее видовое разнообразие почвенных водорослей установлено на старых 45—50-летних отвалах в основном за счет резкого увеличения количества зеленых (табл. 1). Формула качественного состава: $C_4Z_{58}H_{19}D_4$ (85). Возросло число доминирующих видов: из зеленых — *Chlamydomonas atactogama* Korsch., *Ch. elliptica* Korsch., *Coccomyxa solorinae*, *Dictyococcus varians*, *Myrmecia bisecta*; из желтозеленых — *Pleurochloris imitans* Pasch., *P. magna* Boye-Pet., *Polyedriella helvetica*.

На контрольном участке наблюдалась хорошо выраженная полидоминантность. Доминировали: из зеленых — *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova, *Chlamydomonas acutata* Korsch., *Ch. elliptica*, *Chlorhormidium flaccidum* var. *nitens* Menegh. em Klebs, *Myrmecia bisecta*, *M. incisa*, *Stichococcus bacillaris*; из желтозеленых — *Pleurochloris magna*, *Polyedriella irregularis* Pasch. Флористический состав выражался формулой $C_7Z_{32}H_6D_4$ (43).

На поверхности отвалов, лишенной высших растений, во всех пробах находили зеленую одноклеточную водоросль *Myrmecia bisecta*, обилие которой, однако, было невысоким. В отдельных пробах в массовом количестве разрастались *Dictyococcus varians*, *Pleurochloris imitans*, *Polyedriella helvetica*. Кроме того, ряд видов зеленых и желтозеленых — *Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott f. *montanum* Heering, *Ch. korschikovii* Hollerb., *Gloeotila protogenita* Kütz., *Ellipsoidion anulatum* Pasch., *Pleurochloris lobata* Pasch. — был обнаружен только на этих участках.

ТАБЛИЦА 1

Численность видов и разновидностей водорослей на территории Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения

Возраст отвала, местообитание		Количество видов и их соотношение									
		сине-зеленые		зеленые		желто-зеленые		диатомовые		всего	
		число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
	Действующий	н		н		н		н			
	Около 1 года	н		3	100	н		н		3	100
	5 лет	2	17	8	67	1	8	1	8	12	100
	10—15 лет	5	15	15	44	10	29	4	12	34	100
	25—35 лет	5	16	12	39	11	35	3	10	31	100
	45—50 лет	4	5	58	68	19	22	4	5	85	100
	Контрольный участок	1	2	32	75	6	14	4	9	43	100
Отвалы	Участки поверхности грунта без высших растений	1	3	23	60	10	26	4	11	38	100
	В группировках травянистой растительности	4	20	7	35	8	40	1	5	20	100
	в разрастаниях мхов	н		41	74	12	22	2	4	5	100
	под кронами сосен	3	6	32	67	10	21	3	6	48	100
	под кронами берез	3	7	28	62	11	24	3	7	45	100
Контрольный участок	вне кроны деревьев	н		22	71	6	19	3	10	31	100
	под кронами сосен	1	5	16	84	2	11	н		19	100
	под кронами берез	н		8	89	н		1	11	9	100

Примечание. н — не обнаружено.

В разрастаниях мхов постоянно встречались представители зеленых водорослей — *Stichococcus bacillaris*, *Myrmecia bisecta*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlorosarcina stigmatica* Deason. Ряд видов, такие как *Chlorella mirabilis* V. Andr., *Protococcus viridis* Ag., преимущественно развивались на мхах. Всего на мхах выявлено 27 видов и разновидностей водорослей. Грунт под мхами содержал значительно большее число видов (49). Преобладали желтозеленые — *Monallantus brevicylindricus* Pasch., *Pleurochloris imitans*, *P. magna*, *Polyedriella helvetica*, которые встречались во всех пробах и в массовом количестве.

Своеобразным было сообщество почвенных водорослей и в группировках травянистых растений. Оно характеризовалось сравнительно бедным флористическим составом и преобладанием по видовому разнообразию желтозеленых. Здесь постоянно обнаруживались *Coccomyxa solorinae*, *Pleurochloris imitans*. В отдельных случаях в пробах интенсивно развивались *Phormidium frigidum*, *Botrydiopsis eriensis* Snow, *Bumilleriopsis terricola* Matv., *Heteropedia simplex* Pasch., причем 2 последних вида наблюдались только в рассматриваемых биотопах.

В образцах, взятых под кронами сосен, высокой встречаемостью характеризовались *Coccomyxa solorinae*, *Pleurochloris imitans*. В сосновом опаде было выявлено 12 видов, среди которых по встречаемости и степени развития преобладали мелкоклеточные формы зеленых — *Stichococcus bacillaris*, *Chlorella mirabilis*. В грунтах под опадом (мощность которого была незначительной — в пределах 1—2 см) обнаружено 43 вида, среди них по обилию выделялся комплекс, состоящий из зеленых — *Chlorella vulgaris* Beijer., *Cylindrocystis brebissonii* Menegh. и желтозеленых — *Botrydiopsis arhiza* Borzi, *Isthmochloron lobulatum* (Näg.) Skuja, *Monallantus brevicylindricus*.

Под кронами берез чаще остальных встречались зеленые — *Chlamydomonas atactogama*, *Chlorosarcinopsis minor*, *Coccomyxa solorinae*, *Stichococcus bacillaris*. В березовом опаде выявлено 11 видов почвенных водорослей, в грунтах под опадом — 40. Под опадом интенсивно развивались из синезеленых — *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom., из зеленых — *Chlamydomonas minima* Korsch., *Spongiochloris typica* Trainor et McLean, *Tetracystis* sp., из диатомовых — *Pinularia borealis* Ehr.

Как видно из вышеизложенного, в сообществах почвенных водорослей на территории Зигазино-Комаровского месторождения по числу видов преобладали зеленые водоросли, на долю которых приходилось 69 % от общего их количества, значительно меньше было желтозеленых (21 %), синезеленых (6 %) и диатомовых (4 %). Преобладание зеленых и желтозеленых водорослей на отвалах Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения объясняется рядом причин. Во-первых, указанное месторождение находится в горно-лесной зоне. Альгофлора отвалов формируется за счет заноса диаспор и вегетирующих водорослей с окружающих территорий и под действием почвенно-климатических условий. В итоге при зарастании отвалов возникают группировки, типичные для лесных ландшафтов, а, как отмечают Т. И. Алексахина и Э. А. Штина (1984), во всех типах леса наибольшим числом видов представлены зеленые и желтозеленые водоросли, невелико содержание синезеленых и очень незначительно разнообразие диатомовых. Во-вторых, грунты изученных отвалов имеют кислую реакцию (рН водной вытяжки колеблется от 5.1 до 6.3). Многочисленными исследованиями установлено, что в местообитаниях с кислой средой, как правило, преобладают зеленые, с щелочной — синезеленые (Штина, Голлербах, 1976). В-третьих, отвалы характеризуются рядом факторов, неблагоприятных для жизни многих водорослей: низкой влажностью, сильной инсоляцией, своеобразным химическим составом грунтов и т. д.

В этих условиях развиваются в основном устойчивые к экстремальным факторам одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли.

Развиваясь на промышленных отвалах, почвенные водоросли реализуют

различные типы жизненных стратегий, которые отражают «способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушений» (Миркин, 1985 : 29). Так, группу видов (*Chlorosarcinopsis alveolata*, *Chlorhormidium dissectum* f. *montanum*, *Dictyococcus varians*), которые встречаются на участках, лишенных высших растений, и достигают здесь максимального развития, используя классификацию Б. М. Миркина (1985), можно отнести к S_L -стратегам (пациентам экологическим, переживающим абиотический стресс в условиях физического экстремума холода, засухи, засоления и т. д.).

Большая часть выявленных видов проявляла свойства S_K -стратегов (пациентов фитоценоотических), переживающих стресс под влиянием виолентов. Они обнаружены в пятнах мхов, в группировках травянистых растений, под кронами сосен и берез, причем одни виды преимущественно заселяли разрастания мхов, хвойный и лиственный опад, другие — грунт под дерниной или опадом. В сообществах почвенных водорослей постоянно присутствуют виды с R_L -стратегией (ложные эксплеренты). Они находятся в покоем состоянии, выявляются в основном с помощью водных культур и способны быстро увеличивать численность в благоприятные для их развития периоды. В рассматриваемых местообитаниях эта стратегия была характерна для таких видов, как *Gloeobotrys terrestris* Reisigl, *Heterococcus schodatii* Visch., *Pleurochloris lobata*, *Ellipsoidion anulatum*, *Chlorosarcinopsis aggregata* Arce et Bold, *Gloeotila protogenita* Kütz. и др.

Проведенное разделение довольно условно, так как стратегия каждого вида индивидуальна и меняется в зависимости от экологических условий (Работнов, 1983). Например ряд видов: *Coccomyxa solorinae*, *Myrmecia incisa*, *M. bisecta*, *Stichococcus bacillaris*, *Pleurochloris imitans*, *Polyedriella helvetica*, несмотря на неблагоприятные экологические условия (высокую инсоляцию, резкие перепады температуры и влажности, неблагоприятный химический состав и т. д.), поселяются на «свежих» отвалах, при этом они проявляют свойства пациентов экологических. С появлением на отвалах высших растений перечисленные виды заселяют новые местообитания: разрастания мхов, подкронное пространство деревьев и т. д., проявляя свойства пациентов фитоценоотических.

Для анализа количественных характеристик группировок почвенных водорослей Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения нами в течение 11 суток были проведены ежесуточные наблюдения за динамикой численности и биомассы на трех стационарах (на 5-летнем отвале, 50-летнем и на контрольном участке).

На 5-летнем отвале число клеток зеленых и желтозеленых водорослей изменялось от 7 до 21 тыс. в 1 г абсолютно сухого грунта. Численность синезеленых и диатомовых была ниже разрешающей способности метода, при количественном учете клетки этих водорослей не обнаруживались. На 50-летнем отвале минимальное значение численности почвенных водорослей за период наблюдения составило 48 тыс., максимальное — 260 тыс. клеток. Им соответствовала биомасса, равная 5.1 и 21.8 г/м². Здесь основной вклад в суммарную численность и биомассу альгогруппировки вносили зеленые и желтозеленые водоросли, на долю которых приходилось 84 % численности и 87 % биомассы. Численность синезеленых составляла 8 %, величина биомассы — около 1 %. У диатомовых указанные показатели равнялись соответственно 8 и 12 %.

На контрольном участке количество синезеленых и диатомовых было ниже разрешающей способности метода учета. Суммарная численность зеленых и желтозеленых изменялась от 33 до 83 тыс. клеток в 1 г абсолютно сухого грунта. Максимальные и минимальные значения биомассы составляли 1.4 и 6.1 г/м².

Количество почвенных водорослей на отвалах может достигать значительных величин. На 10—14-летних отвалах угольных разработок Кузбасса биомасса

водорослей превышала биомассу альгогруппировок зональных почв до 30 раз и достигала на гидроотвалах 395, на бестранспортных отвалах в горно-таежной зоне — 322 кг/га. На 30-летних Аккермановских железнорудных отвалах в поверхностном слое под полынными группировками насчитывалось от 1144.8 до 4009.1 тыс. клеток водорослей на 1 см² в основном мелкоклеточных сине-зеленых, это составляло от 0.93 до 2.78 г/м² сырой массы. Там же под знаками обнаружено от 32.9 до 231.1 тыс. клеток на 1 см² поверхности отвала. Их биомасса колебалась в пределах 0.14—0.43 г/м² (Ланина, 1977).

Органическое вещество водорослей утилизируется по различным каналам. Оно служит пищей для микроорганизмов и почвенных беспозвоночных, усваивается корнями высших растений, включается в состав гумуса. Об интенсивности синтеза и деструкции органического вещества почвенных водорослей можно судить по показателям: «время оборота биомассы» и «скорость обновления органического вещества».

Проведенные расчеты показали (табл. 2), что на 5-летнем отвале биомасса почвенных водорослей обновлялась за 7, на 50-летнем — за 5, на контрольном участке — за 4 сут. За эти сроки обновлялось различное количество органического вещества, скорость обновления увеличивалась в ряду: 5-летний отвал (0.4 г/м² в 1 сут), контрольный участок (0.9 г/м² в 1 сут), 50-летний отвал (2.8 г/м² в 1 сутки).

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели альгогруппировок Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения

Показатель	Возраст отвала		Контрольный участок
	5 лет	50 лет	
Численность (тыс. в 1 г абсолютно сухой почвы или грунта)			
минимальная (пул)	7	48	33
средняя	17	148	55
максимальная	21	260	83
Биомасса (г/м ²) ²			
минимальная (пул)	1.2	5.1	1.4
средняя	3.0	14.1	3.4
максимальная	4.9	21.8	6.1
Продукция (г/м ²)			
за 11 дней наблюдения	4.5	26.5	7.8
Скорость обновления органического вещества водорослей (г/м ² в 1 сут)	0.4	2.8	0.9
Время оборота биомассы (сут)	7	5	4
Отношение биомассы к численности (Б/ч) (рассчитано по средним значениям)	0.20	0.10	0.06

Величина продукции, рассчитанная суммированием статистически достоверных приростов биомассы за 11 сут, на 5-летнем отвале составляла 4.5, на 50-летнем — 26.5, на контрольном участке 7.8 г/м². Продукция, рассчитанная на основе учета достоверных приростов биомассы, является заниженной и не включает некоторого количества органического вещества, которое теряется в виде прижизненных выделений и за счет выедания водорослей животными. Помимо рассматриваемых количественных показателей в табл. 2 приведены значения отношений величины биомассы к численности, позволяющие сравнить средние размеры клеток водорослей различных альгогруппировок. Чем больше это отношение, тем клетки крупнее. Как видно из таблицы, некоторое уменьшение средних размеров клеток наблюдается в ряду: 5-летний отвал — 50-летний отвал — контрольный участок. На наш взгляд, это связано в основном с двумя

обстоятельствами. Во-первых, различия видового состава альгогруппировок, хотя они в изученных местообитаниях не так сильно выражены. Во-вторых, величина клеток зависит от соотношения процессов размножения и роста в популяциях водорослей. Уменьшение времени оборота биомассы альгогруппировок контрольного участка свидетельствует о более высокой скорости размножения по сравнению с альгогруппировками отвалов, что в свою очередь приводит к наблюдаемому увеличению числа мелких клеток.

Таким образом, на отвалах Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения, сложенных из нетоксичных грунтов, одними из первых поселяются почвенные водоросли. Состав их группировок зависит от альгофлоры окружающей территории и складывается под действием климатических условий региона. На этих отвалах, расположенных в горно-лесной зоне с умеренным холодным преобладающим климатом, формируются альгогруппировки со значительным преобладанием зеленых водорослей и слабым развитием синезеленых и диатомовых, что в целом характерно для альгосинузий данной зоны.

Основным фактором, ограничивающим развитие почвенных водорослей на отвалах, выступает «жесткий» гидротермический режим. С появлением высших растений и увеличением их сомкнутости гидротермический режим становится более благоприятным для водорослей, что приводит к усложнению состава и структуры альгогруппировок. Наиболее интенсивное развитие почвенных водорослей наблюдалось на 45—50-летних отвалах, альгосинузии которых как по флористическому разнообразию, так и по количественным показателям превосходили группировки молодых отвалов и альгосинузии фоновых территорий.

Заращение отвалов Зигазино-Комаровского железнорудного месторождения происходит по типу первичных сукцессий. В процессе сингенеза наблюдается смена различных типов альгогруппировок. Используя классификацию Л. Н. Новичковой-Ивановой (1977, 1980), можно проследить такую последовательность. На молодых отвалах возрастом около одного года развиваются ценозы, состоящие из нескольких видов одноклеточных и нитчатых мелкоклеточных форм зеленых водорослей. Такие группировки относятся к альгоагломерации. В дальнейшем на 5—10-летних отвалах они пополняются желтозелеными, диатомовыми и нитчатыми синезелеными, образуя альгосемиассоциации. Структурные и функциональные особенности этих альгоценозов контролируются прежде всего абиотическими факторами. Последующее усложнение альгогруппировок связано с появлением новых осей дифференциации экологических ниш для водорослей за счет развития высших растений. При наличии эдификаторных синузий или ярусов, сложенных высшими растениями, альгогруппировки играют роль подчиненных синузий, структурные и функциональные особенности которых зависят от абиотических и биотических факторов. На старых отвалах возрастом более 10 лет формируются альгосинузии II порядка (они включают небольшое число видов сходной морфологии, это прежде всего относятся к доминантным видам) и III порядка (содержит значительное число видов, а доминанты относятся к разным типам морфологических структур).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с. — Баталов А. А., Окишев Б. Ф., Мартыанов Н. А. Особенности формирования растительности на промышленных отвалах Башкирии // Ресурсы и интродукция растений в Башкирии. Уфа, 1983. С. 88—95. — Кабиров Р. Р. Методика изучения численности и биомассы почвенных водорослей // Почвоведение, 1978. № 5. С. 125—129. — Кабиров Р. Р. О скорости обновления биомассы водорослей в почве // Тез. докл. конф. мол. ученых. Уфа; БФ АН СССР; Башкирский Обком ВЛКСМ, 1981. С. 179—180. — Ланина Р. И. Альгофлора Аккермановских породных отвалов // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Материалы межвуз. конф. (Киров, 24—27 мая 1977 г.). Пермь, 1977. С. 42—43. — Лукьянец А. И. Классификация промышленных отвалов по интенсивности естественного

зарастания древесными растениями. Структура и динамика биогеоценозов Урала // Сб. науч. трудов. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1985. С. 82—99. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с. — *Неганова Л. Б.* Развитие почвенных водорослей на промышленных отвалах как первый этап их зарастания: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 25 с. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные и аэрофильные водоросли пустыни Джунгарской и Заалтайской Гоби // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 12. С. 1709—1719. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с. — *Тарчевский В. В., Штина Э. А.* Водоросли промышленных отвалов // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР: Тез. докл. межвуз. конф. Киров, 1966. С. 46—47. — *Тарчевский В. В., Штина Э. А.* Развитие водорослей на промышленных отвалах // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР: Тр. межвуз. конф. // Тр. Киров. с.-х. ин-та. 1967. Т. 20, вып. 40. С. 146—150. — *Хазиев Ф. Х., Кабиров Р. Р.* Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1986. 172 с. — *Штина Э. А.* Почвенные водоросли как пионеры зарастания техногенных субстратов и индикаторы состояния нарушенных земель // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 434—443. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с. — *Штина Э. А., Неганова Л. Б., Шушueva М. Г., Ланина Р. И.* Задачи и методы изучения водорослей, развивающихся на промышленных отвалах // Программа и методика изучения техногенных биогеоценозов. М.: Наука, 1978. С. 73—88.

Башкирский государственный
педагогический институт,
Уфа.

Получено 8 II 1988.

УДК 582.26 : 58.02 : 582.542.1

Бот. журн., т. 74, № 2

Г. Г. Кузяхметов

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ФИТОГЕННОМ ПОЛЕ *FESTUCA VALESIIACA (POACEAE)*

G. G. KUZ Y A K H M E T O V. THE DISTRIBUTION OF ALGAE IN PHYTOGENIC FIELD OF
FESTUCA VALESIIACA (POACEAE)

Рассматриваются особенности группировок водорослей в фитогенном поле *Festuca valesiaca*. Методом дисперсионного анализа показано достоверное влияние растений на численность водорослей, видовую насыщенность, на некоторые популяции альгосинузид и индексы энтропии по Шеннону и выровненности по Пielу. Максимальные значения видового богатства и численности получены для зоны на расстоянии 5—6 см от края дерновины. В дерновине, в прилегающей к ней зоне и на периферии фитогенного поля водорослей сравнительно меньше, за исключением диатомовых, количество которых возрастает от дерновины к периферии.

Растения в процессе своей жизнедеятельности изменяют условия среды в пределах некоторого пространства — фитогенного поля (Уранов, 1965), что отражается в пространственном распределении организмов. Воздействие растений осуществляется путем перехвата элементов питания в почве, затенения, изменения гидротермического режима поверхностного слоя почвы, аллелопатическим воздействием и т. п. Растения влияют на химические свойства почвы. Под кронами деревьев отмечено увеличение в почве содержания биогенных элементов и органического вещества, величины рН, сумм поглощенных оснований, отношения C : N (Metting, Rayburn, 1979; Самойлов, 1983; Escudero, 1985).

В большинстве случаев приводимые в литературе данные о средообразующем воздействии растений получены по отношению к высшим растениям (Ура-

нов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1983; Самойлов, Тархова, 1983, и др.), имеются данные о влиянии высших растений на распределение почвенных животных и насекомых-фитофагов (Терешкова, 1976; Schenker, 1984, и др.). В альгологической литературе приводятся данные о распространении водорослей под кроной деревьев и в межкронном пространстве (Чаплыгина, 1977; Metting, Rayburn, 1979; Новичкова-Иванова, Чаплыгина, 1979; Алексахина, Штина, 1984; Шушуева, 1985; Кузяхметов, 1986а, и др.). В лесах наилучшие условия для развития водорослей создаются между кронами деревьев. В приствольных синузиях преобладают одноклеточные и нитчатые зеленые, в направлении от ствола к периферии возрастает биомасса водорослей, достигая максимума в межкронном пространстве. Вместе с тем имеются данные о положительном влиянии деревьев на водоросли. Так, самая высокая численность водорослей была в поверхностном слое почвы под пологом *Pinus ponderosa*, вне полога деревьев и на глубине 5 см водорослей в 1.5—3 раза меньше (Metting, Rayburn, 1979). Авторы показали взаимосвязь видов *Pinus* с представителями родов *Chlorosarcinopsis*, *Chlorhormidium*, *Neochloris*, *Palmella*, *Tetracystis*.

Влияние травянистых растений на водоросли поверхностного слоя почвы почти не изучено. Исключением является работа Ж. В. Пивоваровой (1986), посвященная водорослям колымских степей. В прикорневой зоне степных доминантов автор выявила несколько отличные от основной альгосинузии группировки водорослей со своим доминантным комплексом видов, биологическим спектром, своей структурой. Видовое разнообразие в прикорневой зоне до 2 раз выше, чем на открытых участках.

Таким образом, высшие растения, изменяя условия среды, влияют на распределение водорослей, вследствие чего вычленяются самостоятельные синузии (альгомеросинузии по Пивоваровой, 1986). В связи с этим определенный интерес представляет изучение степени влияния степных доминантов на пространственное распределение водорослей и создаваемый ими водорослевый покров почвы. Кроме того, важно установить взаимосвязь между синузиями высших и низших растений в степных сообществах, между отдельными популяциями альгосинузий и степными доминантами, средообразующая роль которых по отношению к почвенным водорослям очевидна.

Материал и методика

Festuca valesiaca Gaud. — ксерофит, распространен в лесостепной, степной и полупустынной зонах европейской части СССР, Сибири, Казахстана, Средней Азии, обладает широкой экологической амплитудой, встречается на темно-серых лесных почвах, черноземах, каштановых почвах и темных сероземах, а также на горных луговых и щебнистых почвах. Проективное покрытие типчаковых сообществ здесь часто не достигает 80 % (Воронцова, Жукова, 1976). С сообществами с участием или доминированием типчака связаны макроскопические разрастания многих синезеленых водорослей из родов *Nostoc*, *Microcoleus*, *Scytonema*, *Phormidium*. По данным J. Giddens (1982), растения типчака положительно влияют на азотфиксацию синезеленых водорослей.

В литературе данные о влиянии фитогенного поля типчака на водоросли отсутствуют. При планировании исследования мы исходили из того, что одной из форм проявления влияния степного доминанта на структуру и развитие водорослевых синузий является изменение видового разнообразия, численности водорослей, изменение доли участия систематических групп и популяций отдельных видов в сложении структуры альгосинузий. Наша работа была выполнена в условиях степной зоны Башкирского Предуралья.

Степной участок площадью около 1.5 га расположен на пологом склоне юго-восточной экспозиции, окружен полями. Растительность участка представлена

разнотравно-типчаково-ковыльными с ковылями перистым, опушеннолистным и тырсой, разнотравно-типчаковыми и типчаковыми сообществами. Ранней весной и осенью ведется интенсивная пастьба скота, вследствие этого подстилка на исследованных площадках почти отсутствует. Почвенные образцы были взяты в начале июля 1985 г. в типчаковом сообществе на карбонатном маломощном среднесуглинистом черноземе. Проективное покрытие растительности составляет 45—50 %. В качестве моделей были выбраны 4 средневозрастные одинаковые по мощности дерновины (5—6 см в диам.) типчака, удаленные от соседних дерновин на расстояние не менее 25 см. Вблизи дерновин другие виды отсутствовали. У края дерновины поверхность почвы покрыта свежей подстилкой. Характер воздействия типчака на структуру альгогруппировок изучали по взаимно перпендикулярным ориентированным по сторонам света трансектам, оси которых пересекаются в центре дерновины. Пробы почвы были взяты специальным буром объемом 2 см³ в поверхностном слое 0—1 см и на глубине 4—5 см в точках трансект на следующем расстоянии: в центре дерновины, у края основания дерновины, в 5—6 и 10—11 см от края дерновины. Выбор точек на трансектах основывался на том, что у других плотнoderновинных овсяниц *F. beckerii* и *F. ovina* границы фитогенных полей ограничиваются радиусом 10—15 см от центра дерновин (Заугольнова, Михайлова, 1978; Самойлов, 1980). В качестве контроля служили пробы, взятые на расстоянии не менее 20 см от дерновины (фон). Каждую пробу анализировали отдельно. Повторность 4-кратная (по 4 модельным дерновинам). Всего проанализировано 120 образцов почвы. Во время взятия проб на каждой точке трансекты проводили измерения температуры и полевой влажности почвы.

Учет численности водорослей проводили методом прямого счета с использованием люминесцентного микроскопа МЛ-2. Видовой состав выявляли при помощи чашечных культур со стеклами обрастания и жидких — на вытяжке из исследуемой почвы. Идентификацию трудноопределяемых видов проводили путем выделения их в чистые культуры на агаре со средой Громова № 6. Значимость видов в альгосинузиях определяли по интенсивности их роста на стеклах обрастания, просматривая их через 18—20 дней культивирования. При этом была использована шкала обилия: 4 балла — вид встречен во многих полях зрения микроскопа; 3 — более чем в 10 полях зрения на препарат; 2 — в 2—10 полях зрения; 1 — вид встречен в одном поле зрения или только в водной культуре.

Список видового состава и соотношение числа видов по таксономическим группам или жизненным формам характеризуют сообщество недостаточно полно. Для выяснения организации и функционирования сообществ необходимо определение роли различных видов, слагающих сообщество (Уиттекер, 1980). В почвенной альгологии о вкладе отдельных видов судят, традиционно выделяя доминанты, субдоминанты и специфические (или характерные) виды (Штина, 1959, 1972; Новичкова-Иванова, 1967, 1969; Штина, Голлербах, 1976, и др.). Однако дифференциация альгогруппировок или альгосинузий в целом по этим признакам иногда вызывает затруднения, особенно полидоминантных группировок, где доминанты чаще всего представлены эвритопными видами, а характерные виды — редкими и случайными. При этом большая часть выявленных видов (средних по обилию) может остаться вне внимания исследователя. Поэтому при характеристике структуры альгосинузий целесообразно выяснить соотношение значимости видов, т. е. количественного их участия. У почвенных водорослей вследствие методических трудностей (при прямом учете в большинстве случаев найденные особи не поддаются идентификации) сложно установить количественное участие видов в альгосинузии по числу клеток или биомассе. Значимость отдельных видов водорослей в структуре альгосинузий можно показать в виде отношения баллов обилия вида к валовому обилию всех выявленных видов. Значимость вида вычисляется по формуле: $p = a/A$, где

a — среднее значение обилия вида (из 4 повторностей в нашем случае); A — средняя сумма баллов всех видов, выявленных в одном образце почвы; p — коэффициент значимости вида. Коэффициент значимости позволяет дифференцировать виды с равнозначными баллами обилия, так как валовые обилия видов в образцах редко совпадают, и поэтому значимость при равных баллах всегда будет различной. Значимость вида мы использовали и раньше при вычислениях коэффициента экологической специфичности (Кузяхметов, 1986б).

В последнее время все большее внимание исследователей привлекают различные показатели разнообразия (Уиттекер, 1980; Одум, 1986, и др.). Для анализа размещения альгогруппировок в зависимости от расстояния от дерновины типчака были использованы показатели энтропии (Шеннона) — H и выровненности по Пielу — e : $H = -\sum p_i \cdot \lg p_i$; $e = H / \lg S$, где p_i — значимость i -го вида; S — число видов в образце почвы.

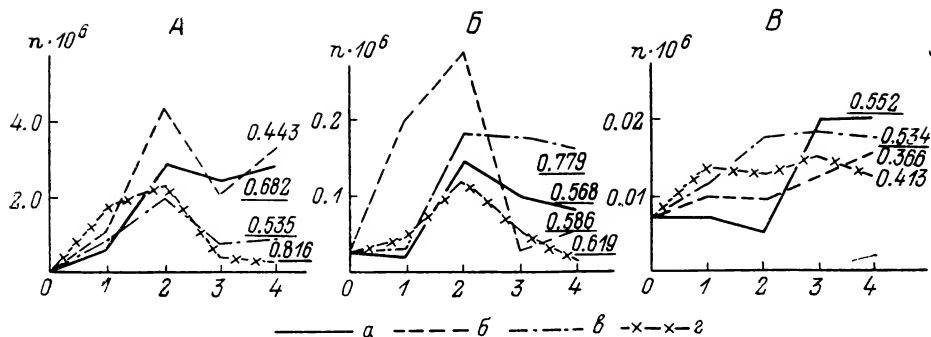
Индексы разнообразия вызывают значимость отдельных видов с видовой насыщенностью альгосинузий. Энтропия максимальна в случае, когда все виды имеют одинаковое обилие, и минимальна, когда сообщество состоит из одного вида (Василевич, 1971). Она не зависит от размера проб, подчиняется закону нормального распределения, и для проверки достоверности различий между средними показателями можно применять обычные статистические методы (Одум, 1986). Показатель энтропии придает больший вес малообильным видам. Индекс выровненности « e » показывает долю найденных значений энтропии от максимального, когда все виды в сообществе имеют равное обилие (Pielou, 1966). Он указывает на степень однородности в распределении баллов обилия между видами, реагирует на изменение распределения значимости видов при переходе от одной точки трансекты к другой.

Для сравнения видового состава в различных зонах фитогенного поля использовали коэффициент Стюгrena—Радулеску (K) (Штина и др., 1981). Все количественные показатели были подвергнуты однофакторному дисперсионному анализу (Зайцев, 1984). Для некоторых выборок рассчитывался также коэффициент корреляции. Вычисления были проведены на программируемом микрокалькуляторе Электроника БЗ-34 по программам, составленным автором (Кузяхметов, 1986 г.).

Результаты исследования

Метод прямого счета позволил выявить водоросли только в слое 0—1 см, глубже (в слое 3—5 см) число их клеток было ниже порога точности учета. Анализ численности клеток показал концентрацию водорослей в определенных зонах фитогенного поля. Характерно слабое их развитие в дерновине и у ее края. В большинстве случаев максимальное число клеток водорослей отмечено на расстоянии 5—6 см от дерновины (см. рисунок). Далее к периферии происходит снижение количественных показателей, исключением являются диатомеи, численность клеток которых больше на расстоянии 10—11 см и на фоне. Сила влияния типчака на численность водорослей (кроме диатомовых на восточной и западной сторонах) была статистически достоверной.

Численность водорослей отличается исключительным динамизмом, зависит от многих факторов, в первую очередь от гидротермического режима. Наблюдения за температурой и влажностью почвы показали неравномерное их распределение по зонам фитогенного поля растений. Сильно варьировали эти показатели и по повторностям. Поэтому дисперсионный анализ показал достоверное влияние типчака на температуру почвы только на северной стороне. Вследствие частых дождей во время проведения исследования полевая влажность была высокой (29—41 %). В поверхностном слое достоверное влияние растений на влажность выявлено нами только для южной и западной сторон (сила влияния фактора $\eta^2_k = 0.634—0.781$), а в слое 4—5 см она была недостоверной. С влажностью обычно коррелирует численность клеток в почве (Штина, 1959, 1978;



Распределение численности синезеленых (А), зеленых и желтозеленых (Б) и диатомовых (В) водорослей в фитогенном поле *Festuca valesiaca*.

По оси ординат — среднее число клеток на 1 г почвы в слое 0—1 см. По оси абсцисс — номера точек на трансектах: 0 — центр дерновины, 1 — у края дерновины, 2 — на расстоянии 5—6 см от края дерновины, 3 — на расстоянии 10—11 см от края дерновины, 4 — фон, а — юг, б — восток, в — север, г — запад. Цифры у кривых — сила влияния фактора в долях от общей дисперсии, подчеркнуты — ее достоверные значения.

Бусыгина, 1974; Thayer, 1974, и др.). Расчет коэффициента линейной корреляции между этими показателями в разных зонах фитогенного поля типчака показал существенную положительную связь только для численности зеленых и желтозеленых водорослей ($r=0.54$), для остальных групп она была низкой и недостоверной.

Видовое разнообразие (α -разнообразие) является важным признаком альгосинузий. Различия в числе видов зависят от степени гетерогенности условий среды, создаваемой высшими растениями. Вместе с тем видовое разнообразие является показателем благоприятности условий среды. Чем ближе условия среды к оптимальным, тем большее число видов может обитать в сообществе (Василевич, 1971). Из общего числа выявленных в типчаковом сообществе таксонов водорослей подавляющее большинство сосредоточено на расстоянии 5—6 см от края дерновины (табл. 1). Дисперсионный анализ распределения числа видов в фитогенном поле показал достоверное влияние типчака на виды *Cyanophyta* ($\eta^2_x=0.809$), *Xanthophyta* ($\eta^2_x=0.510$), *Bacillariophyta* ($\eta^2_x=0.866$), а на виды *Chlorophyta* влияние было недостоверным, за исключением западной стороны. Высокие значения силы влияния объясняются концентрацией боль-

ТАБЛИЦА 1

Распределение видового состава водорослей в фитогенном поле типчака

Отдел водорослей	Местоположение точек на трансектах					Общее число таксонов
	0	1	2	3	4	
<i>Cyanophyta</i>	25/11	39/12	44/10	43/8	41/8	45/24
<i>Chlorophyta</i>	22/15	35/21	34/22	32/20	33/19	42/30
<i>Xanthophyta</i>	4/5	9/7	11/9	8/8	7/8	12/10
<i>Bacillariophyta</i>	2/2	6/4	7/4	6/5	6/5	7/5
Всего	53/33	89/44	96/45	89/41	87/40	106/69

Примечание. В числителе — абсолютное число видов и внутривидовых таксонов (по 4 повторностям) в слое 0—1 см, в знаменателе — в слое 4—5 см. Номера точек на трансектах см. в подписи к рисунку.

шинства видов в зоне на расстоянии 5—6 см от края дерновины и малочисленными группировками в самой дерновине.

Видовой состав на глубине 4—5 см значительно беднее. Распределение численности видов в пределах фитогенного поля подчиняется тем же закономерностям, что и в поверхностном слое. Исключением являются виды *Cyanophyta*; большинство видов этого отдела тяготеет к дерновине. В центре дерновины на глубине 4—5 см слой состоит из погруженных в субстрат побегов, мертвого опада и частиц почвы. Такое строение дерновины способствует более полному использованию растением атмосферных осадков, так как влага по листьям и влагалищам стекает вниз к центру дерновины. При этом смываются вглубь дерновины и зачатки водорослей с поверхности надземных органов, куда они постоянно заносятся с других участков. Поэтому видовая насыщенность (число видов на одну точку) в центре дерновины в слое 4—5 см значительно превышает таковую других зон фитогенного поля и фона (табл. 3), хотя общее число видов здесь было меньше (табл. 1). Характерной особенностью альгогруппировок дерновины является также отсутствие специфических видов. Для слоя в 4—5 см такие виды выявлены у края дерновины (*Cylindrospermum muscicola* Kütz., *Anabaena* sp., *Planctosphaeria* sp.), на расстоянии 5—6 см (*Chlamydomonas atactogama* Korsch.) и на фоне (*Monollanthus brevicylindrus* Pasch.).

Видовое разнообразие водорослей поверхностного и глубокого слоев почвы различаются. Расчет коэффициента корреляции между парами числа видов в этих слоях показал наличие достоверной положительной связи для общего видового состава только в точках на расстоянии 5—6 см от края дерновины ($r=0.61$) и для видов *Chlorophyta* и *Bacillariophyta* в центре дерновины ($r=0.96$). Все остальные значения коэффициента корреляции были статистически недостоверными и колебались в пределах от -0.17 до $+0.39$. Рассчитанные значения коэффициента флористического сходства сравниваемых пар были отрицательными. Однако общий состав видов обоих слоев почвы имел слабое сходство ($K=0.14$). Независимое друг от друга распределение видового состава в поверхностном и глубоком слоях объясняется влиянием ризосферы типчака, корневая система которого располагается неглубоко. По данным Т. И. Алексахиной (1976, 1981), видовой состав водорослей в ризосфере типчака сравнительно разнообразнее за счет синезеленых и диатомовых и отличается динамизмом в течение периода вегетации.

Флористический анализ с использованием коэффициента Стюгrena—Радукеску для слоя 0—1 см показал слабое сходство видового состава водорослей дерновины с другими зонами фитогенного поля и фоном ($K=0.01-0.14$). Умеренное сходство отмечено для остальных зон и фона — $K=0.40-0.58$. Значения коэффициента между соседними зонами были высокими, что указывает на постепенное изменение видового состава водорослей от дерновины к периферии, т. е. на континуум водорослевого населения в пределах фитогенного поля. Обращают на себя внимание слабые флористические связи между различными зонами фитогенного поля в слое 4—5 см (значения K колебались от -0.10 до $+0.12$), что, вероятно, объясняется локальным развитием водорослей и отсутствием горизонтального перемещения их в глубоких слоях почвы.

Типчак оказывает влияние на распределение популяций отдельных видов. Рассчитанные коэффициенты значимости видов для различных зон фитогенного поля и фона были подвергнуты статистической обработке. Дисперсионный анализ показал достоверное влияние типчака на 41 вид и внутривидовой таксон водорослей в поверхностном слое почвы и на 25 таксонов — на глубине 4—5 см. Доля его влияния составила от 26 до 89 % общей дисперсии. Следует отметить, что на многие виды дерновина типчака оказала неблагоприятное воздействие, специфические условия дерновины способствуют развитию немногих видов, обитающих также и в других зонах фитогенного поля и на фоне. У края дерновины выявлено сравнительно большое число видов *Chlamydomonadales*, *Chloro-*

ТАБЛИЦА 2

Влияние *Festuca valesiaca* на некоторые популяции водорослей в слое 0—1 см

Популяция водорослей	Средняя доля вида в общем обилии на образец почвы				
	0	1	2	3	4
<i>Gongrosira terricola</i> Bristol	<u>0.040</u>	0.025	0.020	0.021	0.022
<i>Microcoleus paludosus</i> (Kütz.) Gom.	<u>40</u>	20	24	12	21
<i>M. chthonoplastes</i> (Fl. Dan.) Thur.	<u>39</u>	20	18	22	21
<i>Leptosira polychloris</i> Reisingl	<u>36</u>	22	19	18	13
<i>Chlorococcum humicola</i> (Näg.) Rabenh.	<u>18</u>	13	09	04	12
<i>Lyngbia aestuarii</i> (Mert.) Liebm.	<u>14</u>	08	08	04	06
<i>Navicula mutica</i> Kütz. var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) Cl.	0	<u>34</u>	28	32	32
<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.	28	<u>30</u>	23	27	28
<i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch.	14	<u>30</u>	12	12	09
<i>Schizothrix adunca</i> Schwabe	10	<u>27</u>	12	24	12
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz.	14	<u>22</u>	20	06	11
<i>Heterothrix exilis</i> Pasch.	0	<u>22</u>	17	18	20
<i>Microcoleus tenerimus</i> Gom.	0	<u>17</u>	11	10	09
<i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Gern.) Herndon	02	<u>16</u>	08	12	10
<i>Dictyococcus varians</i> Gern.	0	<u>16</u>	08	04	04
<i>Phormidium corium</i> (Ag.) Gom.	0	<u>14</u>	04	08	09
<i>Chlamydomonas oblongella</i> Lund	06	<u>12</u>	04	00	03
<i>Nostoc punctiforme</i> (Kütz.) Hariot	14	21	<u>27</u>	06	13
<i>Symplocos muscorum</i> (Ag.) Gom.	0	12	<u>26</u>	13	09
<i>Myrmecia incisa</i> Reisingl	09	10	<u>16</u>	13	12
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schränk) Menegh.	0	08	<u>16</u>	10	10
<i>Navicula mutica</i> Kütz. var. <i>mutica</i>	0	24	28	<u>36</u>	30
<i>Plectonema gracillimum</i> (Zopf) Hansg.	22	25	26	<u>28</u>	26
<i>Spongiochloris spongiosa</i> Starr	07	11	22	<u>26</u>	18
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	0	15	20	<u>22</u>	18
<i>Nostoc commune</i> Vauch. f. <i>commune</i>	0	27	28	35	<u>38</u>
<i>Pleurochloris imitans</i> Pasch.	21	22	23	30	<u>32</u>
<i>Plectonema boryanum</i> Gom. f. <i>boryanum</i>	0	16	16	26	<u>29</u>

Примечание. Номера точек на трансектах см. в подписи к рисунку. Подчеркнуты максимальные значения коэффициента значимости. Нули до и после запятой пропущены.

sarcinales и *Tribonematales*. Только в этой зоне встречены *Chlamydomonas globosa* Snow, *Fernandilla alpina* Chod. em. Korsch., *Heterothrix bristoliana* Pasch., *Navicula mutica* Kütz. var. *cohnii* (Hilse) Grun. К краю дерновины тяготеют *Schizothrix adunca* Schwabe, *Phormidium corium* (Ag.) Gom., виды *Chlamydomonas* и др. (табл. 2). Специфическими для зоны на расстоянии 5—6 см от края дерновины были 5 видов: *Neospongiococcum* sp., *Microthamnion* sp., *Hormotila* sp., *Microcoleus lacustris* (Rabenh.) Farl., *Microchaete tenera* Thur. Высокую встречаемость по сравнению с другими зонами имели *Nostoc punctiforme* (Kütz.)

Hariot., *Symplocos muscorum* (Ag.) Gom., *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh. и др. На расстоянии 10—11 см от края дерновины число характерных видов убывает. Только здесь встречена *Plectonema notatum* Schmidle. Видовой состав водорослей вне фитогенного поля имел незначительные отличия от предыдущей соседней зоны.

Видовое разнообразие сообщества — это не только общее число имеющихся видов, которое зависит от размера исследуемой площади, но и выровненность, основанная на относительном обилии или другом показателе значимости вида и положении его в структуре доминирования (Одум, 1986). Первое из этих двух слагаемых видовой разнообразия мы рассчитали как видовую насыщенность или плотность на одну точку трансекты, а для второго использовали 2 индекса разнообразия. В исследованном типчаковом сообществе в слое 0—1 см видовая насыщенность на площадку размером 2 см² (площадь захвата поверхности почвы буриком) оказалась высокой (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3
Влияние типчака на некоторые характеристики альгосинузий

Показатель	Местоположение точек на трансектах					Сила влияния фактора
	0	1	2	3	4	
Средняя видовая насыщенность на точку трансекты	40.0	49.7	53.6	50.6	50.4	0.306*
	21.2	17.1	17.6	13.2	17.8	0.076
Энтропия (индекс Шеннона) H	1.49	1.66	1.67	1.65	1.66	0.366*
	1.31	1.12	1.18	1.16	1.20	0.096
Индекс выровненности по Пилу — e	0.938	0.987	0.964	0.973	0.977	0.163*
	0.990	0.918	0.960	0.975	0.969	0.079

Примечание. В числителе — для слоя 0—1 см; в знаменателе — для слоя 4—5 см. Звездочкой отмечены статистически достоверные значения силы влияния. Номера точек на трансекте см. в подписи к рисунку.

В расположенном по соседству типчаково-ковыльном сообществе видовая насыщенность составила в среднем 42—44 вида на учетную площадку размером 50 см² (Кузяхметов, 1986в). Типчаковые сообщества в условиях Предуралья отличаются большой видовой насыщенностью водорослей. На этот показатель существенное положительное влияние оказало влажное с большим количеством осадков лето двух предыдущих лет и года наблюдений. Сила влияния типчака на плотность видов оказалась достоверной при $P=0.001$. Видовая насыщенность была максимальной в зоне на расстоянии 5—6 см от края дерновины. В глубине плотность видов значительно ниже. Обращает на себя внимание концентрация видов в основании дерновины типчака в слое 4—5 см.

Использованные нами для характеристики видовой разнообразия индексы чутко реагировали на распределение связи плотности видов с их значимостью в фитогенном поле. Дисперсионный анализ показал высокую степень достоверности влияния типчака на индексы разнообразия для поверхностного слоя. Для индекса энтропии наибольшие значения были получены для точек, расположенных на расстоянии 5—6 см от края дерновины, минимальные — для центра дерновины. Таким образом, индекс энтропии указывает на благоприятные условия среды в средней зоне фитогенного поля, где при большой плотности большинство видов имело сравнительно высокие значения обилия. Значения индекса выровненности показали высокую степень однородности группировок водорослей по распределению баллов обилия между видами ($e=0.891-0.998$).

В различных зонах фитогенного поля происходят перераспределение значимости видов и изменение степени однородности, что подтверждается дисперсионным анализом. Выводом была максимальной у края дерновины.

В глубоких слоях почвы варьирование индексов видового разнообразия и плотности видов в большей мере носит случайный характер. Поэтому влияние типчака оказалось статистически недостоверным, на его долю падает менее 10 % общей дисперсии.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование показало существование фитогенного поля вокруг дерновины типчака, в пределах которого водорослевые группировки отличаются от фоновых. Наши данные подтверждают наличие концентрических зон в фитогенном поле. При этом на границе внутренней и внешней зон (по Уранову, 1965) наблюдается скачкообразное изменение его напряженности. В фитогенном поле типчака такой скачок отмечен на расстоянии 5—6 см от края дерновины. В фитогенном поле *Stipa pinnata* скачок наблюдается на расстоянии 3—6 см, где отмечены максимум численности *Festuca beckerii* и резкое снижение численности *Bassia sedoides* (Уранов, Михайлова, 1974). Максимальное влияние *Festuca ovina* на мохово-лишайниковый покров происходит также на расстоянии до 5—7 см от края дерновины (Самойлов, 1980). В зоне создаются относительно благоприятные условия для многих видов водорослей, что подтверждается не только данными по их численности и значимости, но и анализом индексов разнообразия. Отсутствие подстилки, затенение поверхности почвы, особенно в утренние часы, что способствует сохранению росы в течение продолжительного времени, в средней части фитогенного поля дают возможность развитию как эдафотрофных, так и аэротрофных видов.

Небольшое разнообразие и слабое развитие водорослей в дерновине типчака связаны со специфическими условиями среды. Дерновина представляет систему живых и мертвых побегов, основная часть которых плотно прижата друг к другу и погружена в почву на глубину до 5 см. Совокупность побегов и почвенного мелкозема образует субстрат, хорошо удерживающий влагу и отличающийся от окружающего пространства почвы по температурному режиму; колебания температуры здесь менее резкие, чем в открытом пространстве (Заугольнова, Михайлова, 1978). Дерновина степных злаков оказывает дифференцирующее действие на альгосинузии. Ж. Ф. Пивоварова (1974) отмечает, что в дерновине ковыльков (*Stipa caucasica*, *S. glareosa*) видовой состав водорослей беднее. В живой дерновине более разнообразны синезеленые и диатомовые, а в мертвой диатомовые водоросли не встречаются, альгогруппировки различаются по видовому составу. Сильное задержание создает неблагоприятные условия для синезеленых и нитчатых зеленых водорослей (Штина, 1969; Шушуева, 1980).

Подстилка оказывает влияние на видовое разнообразие и численность водорослей у края дерновины. Она играет важную роль в регулировании гидротермического и воздушного режимов почвы, определяет состав ее живого населения. В подстилке и под ней водорослей меньше, чем на голых участках почвы, отсутствуют типичные наземные формы (Штина, 1965; Шушуева, 1980; Носкова, 1981, и др.). Вместе с тем подстилка является своеобразной пространственной нишей многих видов, некоторые из них способны частично переходить к сапротрофии (Мирошниченко и др., 1972; Алексахина, Штина, 1984). Этим можно объяснить приуроченность развития представителей *Chlamydomonadales*, *Chlorosarcinales*, *Tribonematales* и некоторых диатомей к краю дерновины типчака. Здесь обильны виды *Phormidium*, *Schizothrix*, *Microcoleus* и некоторые представители *Chlorococcales*. Аналогичные данные, выявившие формидиево-микробиальный комплекс с участием одноклеточных зеленых водорослей под растениями *Festuca lenensis*, получены Пивоваровой и Д. И. Берман (1977). Наличие комплекса, характерного для сухих местообитаний, указывает на недостаток

влаги у дерновины типчака. У основания дерновины под побегами большая часть атмосферной влаги может перехватываться боковыми побегами и листьями и не достигать поверхности почвы. На группировки водорослей в прилегающей к дерновине зоне возможно оказывает влияние химизм подстилки и почвы, обогащенной продуктами жизнедеятельности растений. Имеются данные о стимулирующем действии вытяжки из листьев дуба на развитие водорослей в почве (Овчинникова, 1983). Отрицательным аллелопатическим воздействием растений типчака, возможно, объясняется слабое развитие или полное отсутствие многих теневыносливых водорослей из Х-формы в пределах фитогенного поля, значимость которых выше на фоне и на периферии поля.

На распределение водорослей в фитогенном поле типчака могут влиять и ценогические факторы, например, пресс альгофагов и микроорганизмов-антагонистов. Ряд исследователей отмечает концентрацию многих почвенных беспозвоночных вблизи растений или в дерновине (Терешкова, 1976; Schenker, 1984, и др.). Поэтому малочисленность водорослей в дерновине и прилегающей к ней зоне обусловлена, вероятно, и интенсивным потреблением водорослевой массы беспозвоночными, что подтверждается многими исследованиями (Nekrasova et al., 1976; Некрасова, 1980; Штина, 1985, и др.).

Таким образом, растения типчака, изменяя среду обитания в пределах фитоценоза, играют важную роль в формировании мозаичности альгосинузий. Среодообразующее воздействие растений типчака закономерно изменяется по мере удаления от центра фитогенного поля. Отмеченные ранее концентрические зоны можно охарактеризовать на основе тех изменений, которые проявляются в численности, видовом разнообразии, в структуре альгосинузий, в поведении популяций отдельных видов.

I зона, ограниченная площадью основания дерновины: минимальное разнообразие и численность с относительно богатым видовым составом на глубине 4—5 см, что связано с дерновиной как с субстратом, неблагоприятным для развития многих водорослей.

II зона — пространство, прилегающее к краю дерновины: небольшая численность и разнообразие синезеленых, зеленых и желтозеленых водорослей, обусловленные наличием подстилки, специфическими гидротермическим и световым режимами.

III зона на расстоянии 5—6 см от края дерновины с оптимальными условиями среды, максимальная численность и разнообразие водорослей.

IV зона на расстоянии 10—11 см от края дерновины, сравнительно большая численность водорослей, состав и структура альгогруппировок не отличаются от таковых на фоне.

Структура популяций водорослей резко изменяется лишь в той части фитогенного поля, которая характеризуется максимальным среодообразующим влиянием растений. Оно проявляется в пределах сравнительно небольшого пространства, ограниченного 5—6 см по радиусу от края дерновины, т. е. пределами пространства, наиболее насыщенного органами растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексашина Т. И. Влияние некоторых древесных и травянистых растений леса на почвенные водоросли // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1976. Вып. 150. С. 85—89. — Алексашина Т. И. Водоросли в светло-каштановой почве под лесными полосами // Повышение устойчивости защитных насаждений в полупустыне. М.: Наука, 1981. С. 172—179. — Алексашина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с. — Бусыгина Е. А. Влияние влажности почвы на динамику численности почвенных водорослей // Динамика микробиологических процессов в почве и обуславливающие ее факторы: Мат. симпоз. Таллин, 1974. Ч. 2. С. 88—90. — Василевич В. И. Изменение разнообразия сообществ в ходе сукцессии лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уч. зап. Башк. ун-та. Вып. 52. Сер. биол. наук. Уфа, 1971. № 8. С. 116—123. — Воронцова Л. И., Жукова Л. А. Биоморфологические

особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнoderновинных злаков // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 106—129. — Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (Poaceae) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1073—1080. — Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнoderновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 8. С. 79—89. — Кузьяматов Г. Г. Почвенные альгосинусии широколиственных лесов Ваширского Предуралья // Ботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986а. С. 12. — Кузьяматов Г. Г. Влияние экологических и ценоотических условий на почвенные альгосинусии посевов многолетних трав // Науч. докл. вып. шк. Биол. науки. 1986б. № 8. С. 97—102. — Кузьяматов Г. Г. Анализ пространственного распределения водорослей в карбонатном черноземе под степной растительностью // Почвоведение. 1986в. № 10. С. 69—75. — Кузьяматов Г. Г. Методические указания по изучению почвенных водорослей (для студентов 3—5 курсов биол. фак.). Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1986 г. 32 с. — Мирошниченко Е. Д., Новичкова-Иванова Л. Н., Павлова Т. В. и др. Ветомь и подстилка на суходольных лугах: микробиологическая и химическая характеристика структурных фракций растительной массы // Бот. журн. 1972. Т. 52, № 2. С. 211—220. — Некрасова К. А. Трофические связи почвенных животных и водорослей (на примере коллембол) // Почвенная фауна и биологическая активность осуженных и рекультивируемых торфяников. М.: Наука, 1980. С. 160—169. — Новичкова-Иванова Л. Н. Основные принципы и методы фитогенотического исследования почвенных водорослей // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР: Тр. межвуз. конф. Киров, 1967. С. 48—53. — Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амуро-Зейского междуречья // Амурская тайга. Л.: Наука, 1969. С. 127—153. — Новичкова-Иванова Л. Н., Чаплыгина О. Я. Альгосинусии эфемерных фишашников Туркмении // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1750—1761. — Носкова Т. С. Сообщества водорослей мощных черноземов Центрально-Черноземного заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М., 1981. С. 35—49. — Овчинникова Т. А. Аллелопатическая регуляция численности водорослей в почве дубовых лесонасаждений степного Заволжья // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев, 1983. С. 49—52. — Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с. — Пивоварова Ж. Ф. Сравнительная характеристика альгосинусий под некоторыми растениями горных степей Исык-Кульской котловины Тянь-Шаня и Юго-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1974. Вып. 1. С. 25—32. — Пивоварова Ж. Ф. Водорослевые группировки каштановых почв колымских степей // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 7. С. 888—891. — Пивоварова Ж. Ф., Верман Д. И. О концентрации водорослей в ризосфере полынй // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 4. С. 588—591. — Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (Poaceae) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 255—265. — Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022—1034. — Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Анализ фитогенных полей некоторых травянистых растений // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО, Донецк, 11—14 мая 1983. Л.: Наука. С. 167—168. — Терешкова Е. В. Пространственное распределение коллембол в пределах средообразующего влияния особи овсяницы Беккера // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 135—140. — Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Вып. 1. С. 251—254. — Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 5. С. 151—159. — Чаплыгина О. Я. Закономерности развития почвенных водорослей в хвойных и лиственных лесах Подмосковья: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с. — Штина Э. А. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Тр. БИН. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1959. Вып. 12. С. 36—141. — Штина Э. А. Особенности сообществ водорослей в мощных черноземах Центрально-Черноземного заповедника // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. 1965. Т. 9. С. 146—155. — Штина Э. А. Некоторые закономерности распространения синезеленых водорослей в почвах // Биология синезеленых водорослей. М., 1969. Вып. 2. С. 21—45. — Штина Э. А. Основные направления в разработке методов изучения и практического использования почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей: Тр. Киров. с.-х. ин-та. Киров, 1972. С. 3—19. — Штина Э. А. Принципы и методы изучения сезонной динамики почвенных водорослей // Микробиологические основы повышения плодородия почвы. Таллин, 1978. С. 21—28. — Штина Э. А. Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве // Разложение растительных остатков в почве. М., 1985. С. 90—104. — Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука, 1981. 269 с. — Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с. — Шушueva М. Г. Водоросли серых лесных почв юга Западной Сибири // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 128—137. — Шушueva М. Г. Структура и сукцессии альгоценозов рекультивационных экосистем Южного Кузбасса // Техногенные экосистемы:

организация и функционирование. Новосибирск: Наука, 1985. С. 85—93. — *Escudero A.* Efectos de árboles aislados sobre las propiedades químicas del suelo // *Rev. ecol. et biol. sol.* 1985. Vol. 22, N 2. P. 149—159. — *Giddens J. E.* Nitrogen fixation in soil crusts of tall fescue sods // *Soil Sci.* 1982. Vol. 133, N 5. P. 295—297. — *Metting B., Rayburn W.* Algal communities and soil microenvironments in an aestern Washington sitt loam // *Soil Sci.* 1979. Vol. 127, N 2. P. 74—78. — *Nekrasova K. A., Koslovskaja L. S., Domračeva L. I., Stina E. A.* The influence of invertebrates on the development of algae // *Pedobiologia.* 1976. Bd 16, Hf 4. S. 286—297. — *Pielou E. C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. Theoret. Biol.* 1966. Vol. 13. P. 131—144. — *Schenker R.* Spatial and seasonal distribution patterns of oribatid mites (Acari: Oribatei) in forest soil ecosystem // *Pedobiologia.* 1984. Vol. 27, N 2. P. 133—149. — *Thayer D. W.* Microbiol response to drought in Texas Highplans short-grass prairie // *Appl. Microbiol.* 1974. Vol. 28. P. 700—707.

Башкирский государственный
университет,
Уфа.

Получено 26 I 1987.

УДК 634.056(575.3)

Бот. журн., т. 74, № 2

Б. К. Ганнибал, Н. В. Ловелиус, А. Халимов

ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА *JUGLANS REGIA* (*JUGLANDACEAE*) В ЗАПАДНОМ ДАРВАЗЕ (ТАДЖИКИСТАН)

B. K. GANNIBAL, N. V. LOVELIUS, A. KHALIMOV. DYNAMICS OF *JUGLANS REGIA* (*JUGLANDACEAE*) GROWTH INCREMENT IN THE WESTERN DARVAZ

Приведены результаты анализа радиального прироста 20 модельных деревьев грецкого ореха, показана изменчивость годичных слоев за период с 1845 по 1985 гг., рассмотрены подходы к определению возраста деревьев по их диаметру.

Среди горных лесов Таджикистана заметное место принадлежит чернолесью (Овчинников, 1957; Камелин, 1979), образованному такими древесными породами, как грецкий орех *Juglans regia*, клен туркестанский *Acer turkestanicum*, экзохорда Альберта *Exochorda albertii* и др. Эти широколиственные леса характерны для среднего пояса гор в пределах высот 1100—2500 м над ур. м., а их площадь в республике достигает 140 тыс. га (Сидоренко и др., 1977). Из них только на долю насаждений грецкого ореха, преобладающих в нижней части пояса чернолесья, приходится около 29 тыс. га (Овчинников, Сидоренко, 1977).

Основные массивы ореховых лесов расположены в Гиссаро-Дарвазском ботанико-географическом округе. Наиболее крупные насаждения большой сомкнутости сохранились в Западном Дарвазе на междуречье Яхсу-Оби-Нию (Ховалингский и Ленинградский районы Кулябской обл.), где и проводились исследования. Здесь сообщества грецкого ореха распространены на высотах от 1100 до 1800 м, а по более теплым склонам отдельные группы деревьев поднимаются до 2000 м. Годовое количество осадков в этом районе на соответствующих высотных уровнях составляет 800—1200 мм. В оптимальных условиях деревья здесь достигают высоты 25—30 м при диаметре 1.5 м на высоте груди. Подобные особи с большой раскидистой кроной встречаются в разреженных (0.2—0.6) насаждениях на склонах крутизной не более 30° с глубокими почвами на мелкоземе. В более сомкнутых древостоях (0.7—0.9) на крутых (35—40°) склонах высота их не превышает 15—18 м. Примерно такие же размеры характерны для деревьев на нижней границе распространения грец-

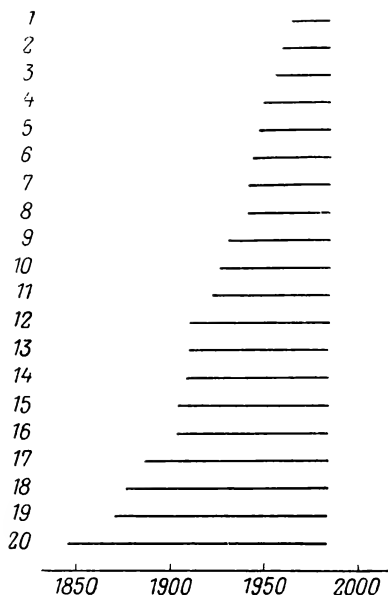


Рис. 1. Продолжительность жизни (годы) 20 модельных деревьев грецкого ореха в Западном Дарвазе. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — номера модельных деревьев.

кого ореха и повышения их продуктивности ставится задача по оценке реального состояния популяций ореха в каждом районе, в каждой конкретной физикогеографической и фитоценотической обстановке, а также по выявлению перспектив их развития.

Летом 1986 г. экспедиция лаборатории растительности аридной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР работала на территории Чильдухтаронского заказника. Ореховые леса, преимущественно разнотравно-недотроговые и разнотравно-снытьевые, на типичных коричневых почвах приурочены здесь к склонам крутизной 5—20°. Изучали темпы радиального прироста деревьев и их реакцию на изменения климатических условий. Были взяты выпилены проб «сектор» и «диаметр» (Ловелиус, 1979) на пнях крупных деревьев, спиленных осенью 1983 г. лесхозом, а также высверлены керны у деревьев различного возраста (рис. 1). Всего по 20 модельным деревьям выполнено 1351 измерение ширины годичных колец при максимальной длине ряда 141 год (1845—1985 гг.), рассчитаны средние величины прироста за каждый год (табл. 1).

В данной части работы основное внимание уделено разработке номограммы для определения возраста деревьев на основе анализа прироста годичных слоев.

Сведения о связи возраста деревьев грецкого ореха с их размерами можно найти лишь в очень немногих публикациях, причем, как правило, остается неизвестным способ получения данных и их репрезентативность. Характеризуя леса Западного Тянь-Шаня (Бостандыкский р-н ныне Ташкентской обл.), С. С. Калмыков (1951) на основе обмера 760 деревьев приводит таблицу соответствия их параметров возрастным группам с интервалом в 20 лет. Деревья максимальных размеров, приуроченные в основном к склонам северо-восточной экспозиции с крутизной до 25° на абсолютных высотах от 750 до 1250 м, достигают к 80 (100)—120 годам — 18 м выс. и более 1 м в диам. Материалы Р. С. Вер-

ного ореха в связи с недостатком влаги и на верхней границе, где годовая сумма активных температур ниже, а период вегетации короче, чем в оптимальных условиях произрастания.

Грецкий орех является одним из самых замечательных представителей горных широколиственных лесов, обладает многими ценными качествами и имеет огромное народнохозяйственное значение (фитомелиоративное, техническое, пищевое и др.). В связи с этим его биологии, экологии, происхождению, фитоценотическим и другим характеристикам посвящена большая литература (списки литературы можно найти в работах В. Л. Некрасовой (1927—1928), М. Т. Туйчиева (1959) и Р. С. Верник (1984)). Данные о сообществах грецкого ореха в Западном Дарвазе имеются в работах В. И. Запрягаевой (1964) и М. И. Исмаилова (1971).

В настоящее время в большинстве районов республики естественные насаждения грецкого ореха подвергаются активной и часто неконтролируемой деятельности человека. Не являются в этом отношении исключением и леса Западного Дарваза. В таких условиях с целью сохранения сообществ грецкого ореха и повышения их продуктивности ставится задача по оценке реального состояния популяций ореха в каждом районе, в каждой конкретной физикогеографической и фитоценотической обстановке, а также по выявлению перспектив их развития.

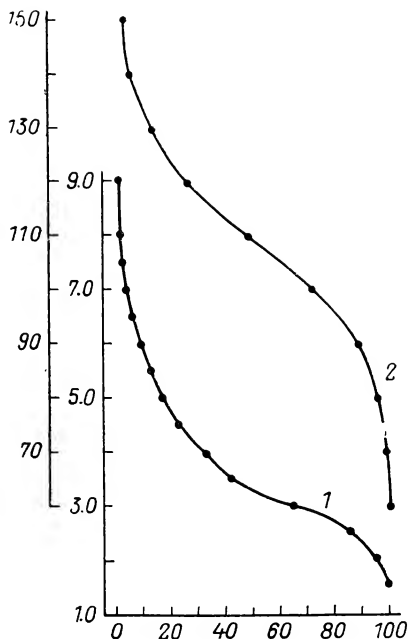


Рис. 2. Графики суммарной вероятности повторяемости величин прироста грецкого ореха (1, мм) и отклонений от 10-летней средней календарной нормы (2, %).

По оси абсцисс — повторяемость, %;
по оси ординат — прирост (правая ось);
отклонение от нормы, % (левая ось).

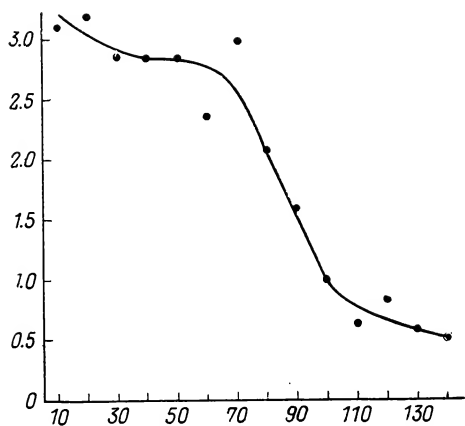


Рис. 3. Ежегодный прирост годичных слоев грецкого ореха в Западном Дарвазе в разные периоды жизни деревьев.

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — прирост в мм.

ник (1984) по тому же району для сходных условий свидетельствуют о более скромных размерах особей древостоя, стволы которых к 70—80 годам достигают толщины 35—40 см, а 100-летние — 60—70 см. В лесах Южной Киргизии, согласно Ю. И. Никитинскому (1970), деревья грецкого ореха к 100—120 годам достигают высоты 16 м и диаметра 60—80 см. По данным В. С. Шевченко (1968), в ореховых сообществах Киргизии с увеличением возраста деревьев от 12 до 160 лет диаметр стволов возрастает от 14 до 68 см. Средний максимальный возраст деревьев грецкого ореха 250—300 лет, имеются данные об отдельных особях, живущих до 900 лет (Талиев, 1909). Именно к таким «старцам», видимо, относятся деревья с диаметром ствола 2.5 м, растущие в хороших условиях Памиро-Алая (Сушко, 1969). Анализ разрозненных литературных данных позволяет говорить о величинах ежегодного среднего радиального прироста деревьев грецкого ореха в разных районах Средней Азии в пределах от 1.5 до 5 мм (для радиуса), а также о тенденции к уменьшению величин прироста с возрастом. Диапазон колебаний показателей прироста ореха в районе исследований представлен на рис. 2. Ширина годичных слоев здесь изменяется в пределах от 1.5 до 9 мм, а отклонения от их 10-летней календарной нормы — от 60 до 150 %. Графики суммарной вероятности позволяют определить повторяемость любой из величин прироста или отклонения от нормы.

Рассмотрение изменений прироста грецкого ореха в Западном Дарвазе дало возможность выделить 3 основных этапа в жизни деревьев (рис. 3). Так, для первого периода жизни деревьев (до 70 лет) характерны довольно устойчивые и высокие значения ежегодного прироста древесины, для второго (до

ТАБЛИЦА 1

Сводная серия ширины годовичных слоев *Juglans regia* в Западном Дарвазе по 20 модельным деревьям (мм)

Годы	Календарные десятилетия														
	1840	50	60	70	80	90	1900	10	20	30	40	1950	60	70	1980
	Прирост, мм														
0	—	2.7	3.7	4.7	6.2	5.8	2.2	2.3	2.7	2.4	2.8	3.8	2.1	2.6	1.6
1	—	3.9	3.4	3.8	5.7	6.3	2.1	2.9	2.8	1.8	3.6	3.6	2.6	2.1	1.4
2	—	4.7	5.1	3.4	5.4	5.6	3.2	3.0	2.4	2.6	3.1	2.7	2.5	2.0	1.7
3	—	4.4	6.4	4.0	5.5	4.2	2.7	2.8	2.5	3.0	2.6	3.0	2.0	2.1	1.4
4	—	5.4	7.2	4.1	4.4	3.0	2.4	2.6	2.2	2.4	2.6	2.8	2.6	2.0	1.5
5	2.0	5.5	9.0	2.9	4.2	3.2	3.0	2.3	2.1	2.9	3.4	2.9	2.8	1.9	1.3
6	1.5	5.0	6.6	3.8	3.7	4.1	3.1	2.1	2.8	2.3	3.7	3.0	2.5	2.0	—
7	2.0	3.0	6.0	3.6	3.4	4.5	2.3	1.9	3.3	2.5	3.4	2.8	2.2	1.8	—
8	1.2	3.6	7.7	3.6	4.6	3.9	2.2	1.7	2.3	3.6	3.8	2.5	2.5	1.7	—
9	2.6	5.2	6.2	4.5	4.7	3.5	2.4	2.3	2.9	2.3	3.3	2.6	2.9	1.3	—

100 лет) характерен резкий спад прироста. За пределами столетия прирост снова стабилизируется, но уже на гораздо более низком уровне.

Для большинства анализируемых особей грецкого ореха максимальный прирост за время жизни отмечается в первые 2 десятилетия их существования (рис. 4). Однако именно в молодом возрасте деревья наиболее чутко реагируют на изменения условий среды и если в период активного роста создаются особенно благоприятные условия, например, в 40-е годы XX в. (рис. 4), то максимум прироста смещается на эти сроки, перекрывая зависимость от возрастной стадии. Можно предполагать, что благоприятная для грецкого ореха обстановка складывалась также в конце прошлого и в 60-е годы настоящего века.

Полученный нами материал по приросту годовичных слоев позволяет сравнить 3 разных подхода к определению связи размеров деревьев с возрастом. Самый

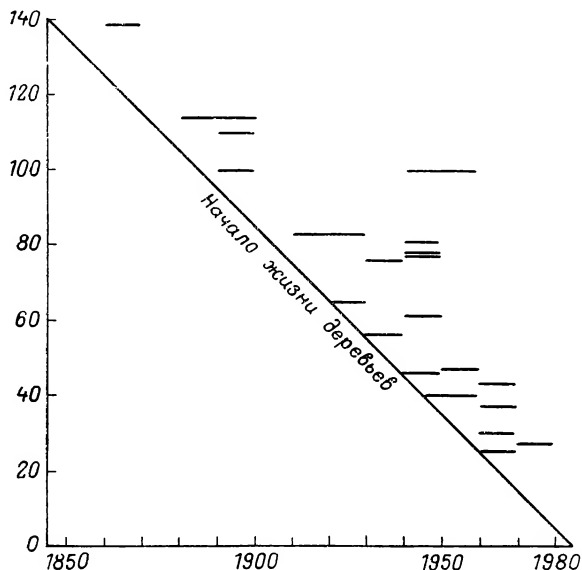


Рис. 4. Годы максимального радиального прироста у модельных деревьев грецкого ореха в Западном Дарвазе.

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — возраст, лет.

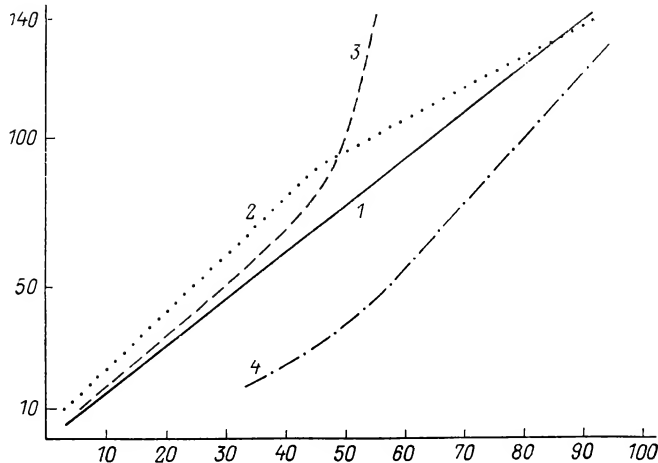


Рис. 5. Изменения диаметра стволов грецкого ореха с возрастом (без коры) при разных вариантах расчетов. 1 — по величине среднего прироста за весь ряд измерений; 2 — по средним данным для десятилетий, начиная от года взятия моделей; 3 — по средним величинам прироста для десятилетий, начиная от года появления деревьев; 4 — по данным с Западного Тянь-Шаня (по С. С. Калмыкову, 1951).

По оси абсцисс — диаметр ствола, см; по оси ординат — возраст деревьев, годы.

доступный и распространенный способ расчета ведется от среднего прироста за весь ряд наблюдений. На нашем примере он равен 3.27 мм у годичного слоя. Удваивая его и затем умножая на нужное число лет, получаем размер диаметра ствола в соответствующем возрасте (рис. 5, 1; табл. 2, шкала 1).

Второй способ основан на вычислении средних приростов за равные промежутки лет (в нашем примере по десятилетиям), а отсчет ведется от последнего года жизни деревьев (у нас — 1985 г.). При этом варианте наиболее полностью учитывается реакция растений на колебания условий среды (рис. 5, 2; табл. 2, шкала 2).

Еще один способ расчета при вычислении средних за десятилетия исходит из предположения, что все деревья начали расти одновременно. При этом делается попытка максимально учесть особенности роста деревьев в онтогенезе.

ТАБЛИЦА 2

Определение возраста деревьев *Juglans regia* в Западном Дарвазе по диаметру стволов с использованием различных подходов

Тип шкалы	Возраст, лет																	
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180
	Диаметр ствола, см																	
1	6	13	19	26	32	39	45	52	58	65	71	78	84	91	97	104	110	117
2*	3	8	13	19	25	30	35	40	47	55	65	75	85	92	99	105	110	115
3**	6	12	18	24	30	35	41	45	49	53	57	61	65	69	73	77	81	85

Примечание. 1 — расчет по среднему многолетнему приросту по 20 модельным деревьям. * Расчет по средним значениям прироста для 10-летий, начиная с 1985 г. ** Расчет от среднего прироста для 10-летий, исходя из предположения, что все деревья начали расти одновременно.

что дает основание называть такую зависимость размеров от возраста «онтогенетической» в отличие от предыдущей «экологической» (рис. 5, 3; табл. 2, шкала 3). На первом этапе жизни деревьев близкие значения прироста прослеживаются при расчете по средней и «онтогенетической» шкалам (см. шкалы 1 и 3, табл. 2), на втором — по «экологической» и «онтогенетической» (шкалы 2 и 3, табл. 2), а в старом возрасте — по средней и «экологической». Выбор шкалы, способа расчета должен определяться спецификой задач исследования. В наиболее общем случае при определении возраста деревьев по их диаметру целесообразнее всего пользоваться средними величинами радиального прироста, так как при этом в большей мере учитываются как возрастные особенности прироста данной породы, так и реакция ее на изменение природной среды.

В целом анализ рис. 5 с привлечением данных С. С. Калмыкова по Западному Тянь-Шаню (рис. 5, 4) показывает, что рассматриваемые нами подходы в принципе согласуются.

На основании проведенного исследования можно заключить, что серии измерений годичных слоев (в мм), получаемые на массовом материале в разновозрастных древостоях при дендроиндикационных исследованиях, могут быть использованы для построения номограмм для определения возрастной структуры насаждений в сходных условиях произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

- Верник Р. С. Ореховые леса Узбекистана. Ташкент: Фан, 1984. 176 с. — Запрыгаева В. И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964. 694 с. — Исмаилов М. И. Древесная и кустарниковая растительность юго-западных отрогов Дарвазского хребта // Уч. зап. каф. ботаники биол. фак. Тадж. гос. ун-та. 1971. Т. 3. С. 3—192. — Калмыков С. С. Ореховые леса Южного Казахстана // Лесн. хоз-во. 1951. № 1. С. 44—47. — Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1979. Т. 31. 116 с. — Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 232 с. — Некрасова В. Л. Род *Juglans* L. в Туркестане // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1927—1928. Т. 18, № 2. С. 303—360. — Никитинский Ю. И. Биологические и экологические основы хозяйства в лесах грецкого ореха. Фрунзе; Илим, 1970. 209 с. — Овчинников П. Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. М.; Л.: 1957. Т. 1. С. 9—20. — Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т. Природные условия Таджикистана в связи с особенностями его растительного покрова // Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1977. С. 7—46. — Сидоренко Г. Т., Кулик Ф. С., Курбанбеков З. Среднегорные пастбища и главнейшие скотопрогонные пути. // Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1977. С. 205—221. — Сушко И. Т. Полиморфизм грецкого ореха на Памиро-Алае и Памире: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1969. 16 с. — Талиев В. И. Растительность Южного берега Крыма. Харьков, 1909. 192 с. — Туйчиев М. Т. Грецкий орех в Средней Азии. Ташкент: АН УзССР, 1959. 330 с. — Шевченко В. С. Скороплодные формы грецкого ореха. Фрунзе: Киргизстан, 1968. 54 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1987.

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА С *CARAGANA JUBATA*
(*FABACEAE*) НА СЕВЕРЕ ЯКУТИИV. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. PLANT COMMUNITIES WITH *CARAGANA JUBATA*
(*FABACEAE*) IN THE NORTHERN YAKUTIA

На основе работ, проведенных авторами в низовьях р. Лены, приводятся 17 описаний, характеризующих своеобразные типы редколесных и тундровых сообществ, в которых в качестве доминанта выступает *Caragana jubata* — горный ксерофит, распространенный в горах Южной Сибири и Центральной Азии. Обсуждается вопрос о сохранении этого интересного биогеографического объекта.

40 лет назад М. Н. Караваев (1948) опубликовал заметку о нахождении *Caragana jubata* на севере Якутии. В кратком сообщении были приведены несколько пунктов в низовьях р. Лены (преимущественно на правобережье в пределах хр. Туора-Сис), откуда известны гербарные образцы *C. jubata*, и дана лаконичная характеристика основных местообитаний этого вида в низовьях р. Лены. В 1956—1957 гг. одному из авторов (Петровскому) пришлось проводить геоботанические работы в этом районе и удалось сделать ряд описаний, характеризующих сообщества с *C. jubata*. Эта работа нашла некоторое отражение в малотиражной публикации (Петровский, 1961). Летом 1984 г. авторы имели возможность посетить новые пункты в низовьях р. Лены и собрать дополнительные материалы по экологии и фитоценологии *C. jubata*. Уточнено также распространение этого вида в данном районе. Этим новым данным и посвящено настоящее сообщение. По правому берегу р. Лены *C. jubata* распространена севернее пос. Кюсюр, начиная от устья р. Чубукулах почти до траверса южной оконечности острова Тас-Ары, где начинается дельта реки. На левом берегу р. Лены этот вид отмечается лишь в окрестностях с. Чекуровка, где обнажаются выходы известняков. Большая часть приведенных описаний выполнена в районе этого населенного пункта на правобережье р. Лены в бассейнах ее притоков — рек Сиэтачан и Сахтаны. Как правило, *C. jubata* встречается в районах выходов известьсодержащих пород, и потому этот кустарник почти повсеместно отмечается в северо-западной части хр. Туора-Сис, где на поверхность широкой полосой выходят толщи палеозойских известняков. По-видимому, экологический оптимум вида находится у верхней границы редколесий, где отмечаются наиболее крупные заросли и наивысшая жизненность растений *C. jubata*. Нередко растения селятся среди крупноглыбистых россыпей, на уступах скал, но во многих случаях этот вид встречается в составе ценозов, имеющих довольно стабильный состав и характерную структуру. Эти сообщества в основном могут быть отнесены к 2 ассоциациям — *Laricetum caraganosum* и *Caricetodryadetum caraganosum*. Ценозы этих 2 ассоциаций нередко соседствуют на склонах южных румбов в условиях умеренного дренажа, и, как правило, четкие границы между ними установить трудно. Краткое описание этих ассоциаций позволит сравнить условия произрастания *Caragana jubata* в разных частях ареала.

Ассоциация *Laricetum caraganosum* — лиственный кустарник карагановый. Ценозы ассоциации приурочены к средним и нижним частям склонов южных румбов в районах выходов известьсодержащих пород, где формируются своеобразные темноцветные дерновые почвы типа рендзин. Древесный ярус образован разреженными насаждениями низкорослой *Larix cajanderi* (высота 3—8 м, сомкнутость ≤ 0.1 —0.1). Среди деревьев многочисленны экземпляры с односторонними ветровыми кронами, нередко также с 2-ступенчатыми кронами,

иссеченными в средней части ветровой коррозией. В подросте, как правило, отмечаются довольно многочисленные разновозрастные листовенницы. В подлеске довольно обычен *Alnus fruticosa*, местами образующий крупные куртины. Кустарниковый ярус в основном состоит из *Caragana jubata* и *Rhododendron adamsii* (суммарное покрытие — 30—70 %), реже присутствует и *Salix lanata*. Эти 3 вида образуют местами заросли высотой 70—100 см. Для караганы и рододендрона характерно групповое произрастание. Под пологом густых зарослей *Caragana jubata* сохраняется лишь мертвая подстилка. Среди негустых зарослей *Rhododendron adamsii* можно встретить *Vaccinium uliginosum* и *Cassiope tetragona*, а в напочвенном покрове — угнетенные *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum*. Иногда карагана и рододендрон расселяются в ценозах очень равномерно, образуя отчетливо выраженный ярус. Травяно-кустарничковый ярус, как правило, имеет мозаичную структуру. Под кронами *Larix cajanderi* и *Alnus fruticosa* размещается основная масса растений голубики и кассиопы (покрытие — 5—15 %). На остальной площади эти кустарнички селятся спорадически и в незначительном обилии. Вне проекций деревьев и кустарников травы и кустарнички образуют довольно плотную дернину, сплошь покрывающую почву (за исключением выходов крупных камней). Основную массу дернины образуют *Dryas punctata* (покрытие 20—60 %), *Arctous erythrocarpa* (5—10 %), *Carex trautvetteriana* (5—10 %), *C. rupestris* (5—10 %), *Tofieldia coccinea* (2—3 %), *Arctagrostis latifolia* (1—2 %). В отдельных сообществах ассоциации в составе травяно-кустарничкового яруса заметную роль играют также *Salix reticulata* (до 10 %), *Carex arctisibirica* (5 %), *Equisetum arvense* (до 10 %), *Hedysarum arcticum*, *Minuartia arctica*, *Thalictrum alpinum* (1—2 %). Мохово-лишайниковый ярус (суммарное покрытие 20—40 %) наиболее отчетливо выражен в проекциях крон *Larix cajanderi* и *Alnus fruticosa*. Под кронами, как правило, преобладает *Hylocomium splendens*, в микроложбинах — *Tomenthypnum nitens*. На остальной площади ценозов мхи и лишайники размещаются небольшими вкраплениями (группами), не образуя выраженного яруса (табл. 1).

Ассоциация Cariceto-dryadetum caraganosum — осоково-дриадовая тундра с караганой. Ценозы ассоциации нередко располагаются по соседству с участками ассоциации Laricetum caraganosum — обычно выше по склону, где толщина снежного покрова меньше и, соответственно, слабее летнее протаивание мерзлого грунта, обеспечивающее лучший дренаж почвы. Как правило, такие сообщества встречаются в средней части южных склонов, образуя характерный ландшафт кустарничковой тундры, где небольшие нечастые куртины *Caragana jubata* высотой до 60 см (покрытие до 35 %) чередуются с пятнами *Dryas punctata* и пестрой мозаикой осочково-разнотравных синузий. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Dryas punctata* (покрытие 30—50 %) и многочисленные осочки, среди которых наиболее обильны *Carex macrogyna* (покрытие 10—15 %), *C. rupestris* (10—15 %), *C. trautvetteriana* (10—15 %), иногда еще и *C. arctisibirica* (10—15 %). К ним нередко примешивается также *Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula*, *Hedysarum dasycarpum*, *Oxytropis leucantha* subsp. *subarctica* Jurtz. и другие виды разнотравья. В микроложбинах отмечаются небольшие пятна мхов: *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum* sp. sp. На повышениях микрорельефа местами встречаются скопления лишайников *Cetraria cucullata* и *C. tilesii*. В большинстве случаев лишайники рассеянно размещаются в травяно-кустарничковой дернине и не образуют самостоятельного яруса. В ценозах ассоциации отмечаются две волны цветения, когда участки этих сообществ выглядят как живые разноцветные ковры. Первую волну цветения дают *Dryas punctata*, *Androsace chamaejasme* s. l., *Draba pilosa*, *Braya purpurascens*, *Lesquerella arctica*, *Nardosmia glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis adamsii*, *Saxifraga oppositifolia*, вторую волну определяют такие виды, как *Caragana jubata*, *Rhododendron adamsii*, *Astragalus tugarinovii*, *Hedysarum arcticum*, *H. dasycarpum*, *H. vicioides*, *Minuartia*

ТАБЛИЦА 1

Конкретные описания ассоциации *Laricetum caraganosum*

Вид	№ описания											
	86	9а	16к	17	17к	21к	22	24а	26а	40б	41б	42б
<i>Larix cajanderi</i>	10	+	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
<i>Alnus fruticosa</i>	+	10	10	5	10	10	10	10	10	5	5	10
<i>Arctous erythrocarpa</i>	5	+	10	5	10	10	10	10	10	5	5	10
<i>Caragana jubata</i>	60	20	40	30	40	10	10	10	10	15	5	15
<i>Cassiope tetragona</i>	5	5	5	5	5	5	5	10	5	5	—	10
<i>Dryas punctata</i>	20	20	20	30	30	15	20	20	20	30	25	60
<i>Rhododendron adamsii</i>	10	15	5	5	5	5	10	5	15	5	5	10
<i>Salix spenophylla</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>S. saxatilis</i>	—	—	—	5	—	—	—	+	—	+	+	+
<i>S. recurvigemma</i>	—	3	—	—	—	—	3	+	+	3	1	3
<i>S. reticulata</i>	—	—	10	10	+	10	+	—	—	+	10	+
<i>S. lanata</i>	1	+	3	2	1	3	5	—	+	+	+	—
<i>Vaccinium uliginosum</i> s. l.	5	5	5	5	5	15	10	5	5	+	+	10
<i>Androsace chamaejasme</i> s. l.	1	—	—	1	—	—	1	—	+	+	—	+
<i>Arctagrostis latifolia</i>	—	2	2	2	2	2	2	2	+	+	+	—
<i>Arenaria formosa</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Astragalus tugarinovii</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Carex fuscidula</i>	—	+	1	—	1	—	—	—	—	—	5	—
<i>C. arctisibirica</i>	—	—	—	5	5	5	5	—	—	—	—	—
<i>C. macrogyna</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>C. melanocarpa</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. misandra</i>	—	—	—	—	+	1	—	1	—	+	+	—
<i>C. vaginata</i>	+	+	+	+	+	+	2	—	—	1	—	+
<i>C. rupestris</i>	5	—	5	5	5	5	5	—	—	10	—	5
<i>C. trautvetteriana</i>	10	5	5	5	5	5	5	5	5	10	10	10
<i>Campanula langsdorffiana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Coeloglossum viride</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Dentaria tenuifolia</i>	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1
<i>Draba pilosa</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+
<i>Equisetum arvense</i>	—	—	10	5	—	—	—	10	—	+	+	—
<i>Eriophorum vaginatum</i>	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	2	—
<i>Eutrema edwardsii</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Festuca brachyphylla</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Hedysarum arcticum</i>	+	+	+	+	2	2	+	—	+	+	+	2
<i>H. vicioides</i>	—	+	+	+	—	+	+	1	+	—	—	+
<i>Juncus biglumis</i>	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—
<i>Kobresia simpliciuscula</i>	—	+	+	—	—	—	—	1	—	+	—	—
<i>Lusula nivalis</i>	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	+	+
<i>Gastrolychnis apetala</i>	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
<i>Minuartia arctica</i>	+	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+
<i>Nardosmia gmelinii</i>	—	—	—	1	—	—	+	—	—	+	+	+
<i>Oxytropis adamsiana</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+
<i>Papaver lapponicum</i>	—	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—
<i>Parrya nudicaulis</i>	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Pedicularis adamsii</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>P. amoena</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>P. capitata</i>	1	1	1	1	1	1	1	—	—	+	+	—
<i>P. oederi</i>	1	+	+	1	1	+	+	—	+	+	+	—
<i>P. sudetica</i> s. l.	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Poa arctica</i>	—	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	+
<i>Polygonum ellipticum</i>	—	1	+	1	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>P. viviparum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Orthilia obtusata</i>	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Saussurea tilesii</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga hirculus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>S. oppositifolia</i>	—	—	—	1	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Senecio resedifolius</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Stellaria peduncularis</i>	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	—	+

Вид	№ описания											
	86	9а	16к	17	17к	21к	22	24а	26а	406	416	426
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tofieldia coccinea</i>	+	2	3	2	3	+	2	10	3	+	+	2
<i>Valeriana capitata</i>	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	+	5	1	5	5	5	—	—	—	—	+
<i>A. palustre</i>	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+
<i>Campyllum stellatum</i>	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dicranum sp. sp.</i>	—	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	—	—	5	1	+	—	5	—	—	+	—	—
<i>Hylocomium splendens</i>	+	20	20	20	5	5	20	—	—	—	—	+
<i>Orthothecium chryseum</i>	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Rhytidium rugosum</i>	+	—	—	5	5	15	5	—	—	+	—	+
<i>Tomenthyllum nitens</i>	—	15	5	5	5	—	15	+	+	+	+	—
<i>Thuidium abietinum</i>	—	—	—	5	5	—	5	—	—	+	+	—
<i>Cetraria cucullata</i>	+	+	1	5	5	+	—	+	—	+	—	+
<i>C. chrysantha</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>C. islandica</i>	+	+	1	—	5	+	—	—	+	+	+	—
<i>C. nivalis</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>C. tilesii</i>	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
<i>Cladonia sylvatica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Dactylina arctica</i>	—	—	+	1	+	+	—	—	+	—	—	—
<i>Thamnia vermicularis</i>	—	+	+	1	+	+	—	—	+	—	—	—

Примечание. Описание № 86. 22 VI 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон южной экспозиции; крутизна 15°. Высота 40 м над ур. м. На карбонатных сланцах. Описание № 9а. 5 VII 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон западной экспозиции; крутизна 10°. На известняках. Описание № 16к. 9 VII 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 15°. Высота 150 м над ур. м. На известняках. Описание № 17. 12 VII 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 10°. Высота 180 м над ур. м. На известняках. Описание № 17к. 9 VII 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 20°. Высота 200 м над ур. м. На известняках. Описание № 21к. 11 VII 1956 г. Бассейн р. Сизтачан. Склон южной экспозиции; крутизна 45°. Высота 250 м над ур. м. На известняках. Описание № 22. 21 VII 1956 г. Бассейн р. Огоньюр-Юреге. Склон южной экспозиции; крутизна 5°. Высота 15 м над ур. м. На известняках. Описание № 24а. 18 VII 1956 г. Бассейн р. Огоньюр-Юреге. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 10°. Высота 100 м над ур. м. На известняках. Описание № 26а. 18 VII 1956 г. Бассейн р. Огоньюр-Юреге. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 20°. Высота 50 м над ур. м. На известняках. Описание 406. 7 VIII 1984 г. Бассейн р. Сахтаны. Перегиб склона юго-западной экспозиции; крутизна 15—30°. Высота 150 м над ур. м. На известняках. Описание № 416. 7 VIII 1984 г. Бассейн р. Сахтаны. Склон западной экспозиции; крутизна 5°. Высота 160—170 м над ур. м. На известняках. Описание № 426. 7 VIII 1984 г. Бассейн р. Сахтаны. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 20°. Высота 180 м над ур. м. На известняках.

arctica, *Oxytropis leucantha* s. l., *Pedicularis capitata*, *P. oederi*, *Polygonum ellipticum*, *Senecio resedifolius*, *Crepis chrysantha*. Как правило, участки сплошь задернованы, исключая лишь места солифлюкционных нарушений грунта и выходы на поверхность крупных глыб и камней (табл. 2).

Как можно судить по приведенным описаниям, *Caragana jubata* встречается в сообществах, включающих довольно стабильный набор видов, который в значительной степени определяется характером почвообразующих пород. Совершенно очевидно, что и произрастание *Caragana jubata*, и постоянная (или частая) встречаемость в этих ценозах таких видов, как *Arctous erythrocarpa*, *Braya purpurascens*, *Carex macrogyna*, *C. trautevetteriana*, *Draba pilosa*, *Hedysarum dasycurpum*, *Kobresia simpliciuscula*, *Lesquerella arctica*, *Rhododendron adamsii*, *Salix recurvigenmis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Senecio resedifolius* непосредственно связаны с почвами, образованными на основе известьесодержащих пород. К аналогичным почвам тяготеют в районе такие виды как *Astragalus tugarinovii*, *Carex*

ТАБЛИЦА 2

Конкретные описания ассоциации *Cariceto-dryadetum caraganosum*

Вид	№ описания					
	6в	7г	13в	14	43б	44б
<i>Arctous erythrocarpa</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Caragana jubata</i>	35	20	20	20	20	15
<i>Cassiope tetragona</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Dryas punctata</i>	50	30	30	30	30	30
<i>Rhododendron adamsii</i>	—	—	5	—	—	5
<i>Salix arctica</i>	+	—	—	—	—	—
<i>S. berberifolia</i> subsp. <i>fimbriata</i>	—	+	—	—	+	—
<i>S. recurvigemmis</i>	+	+	+	2	2	+
<i>S. reticulata</i>	2	—	—	—	—	—
<i>Androsace chamaejasme</i> s. l.	—	+	—	+	+	—
<i>Arctagrostis latifolia</i>	+	—	1	—	—	1
<i>Aster alpinus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Astragalus tugarinovii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Braya purpurascens</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Campanula langsdorffiana</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Carex glacialis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>C. arctisibirica</i>	10	—	—	10	—	—
<i>C. macrogyna</i>	10	10	10	10	15	15
<i>C. melanocarpa</i>	—	—	—	—	—	+
<i>C. misandra</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. rupestris</i>	10	15	10	10	15	15
<i>C. trautvetteriana</i>	+	—	+	5	10	5
<i>Crepis chrysantha</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Draba pilosa</i>	+	+	—	+	—	—
<i>Equisetum arvense</i>	—	—	5	5	—	—
<i>Hedysarum arcticum</i>	+	+	—	—	+	—
<i>H. dasycarpum</i>	—	—	2	—	2	+
<i>H. vicioides</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Juncus biglumis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Kobresia myosuroides</i>	—	—	3	—	3	—
<i>K. sibirica</i>	—	—	+	—	—	—
<i>K. simpliciuscula</i>	—	—	5	—	+	+
<i>Lesquerella arctica</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Dendranthema mongolicum</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Luzula nivalis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Gastrolychnis apetala</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Minuartia arctica</i>	+	—	+	1	—	—
<i>M. macrocarpa</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Nardosmia glacialis</i>	—	—	+	+	—	—
<i>N. gmelinii</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Oxytropis adamsiana</i>	—	—	—	—	+	—
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>subarctica</i>	1	+	—	—	1	+
<i>Parrya nudicaulis</i>	—	+	2	+	—	—
<i>Pedicularis adamsii</i>	+	+	+	+	+	—
<i>P. amoena</i>	—	—	+	—	+	—
<i>P. capitata</i>	+	+	—	+	—	+
<i>P. oederi</i>	1	—	+	+	+	—
<i>Pinguicula villosa</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Poa arctica</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Polygonum ellipticum</i>	+	+	—	—	—	—
<i>P. viviparum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Saussurea tilesii</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Saxifraga hirculus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>S. oppositifolia</i>	+	—	2	+	+	+
<i>Senecio resedifolius</i>	+	—	+	+	+	—
<i>Silene paucifolia</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	+	1	1	1	1
<i>Tofieldia coccinea</i>	—	2	—	+	2	—

Вид	№ описания					
	6в	7г	13в	14	43б	44б
<i>Zygadenus sibiricus</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Dicranum sp. sp.</i>	5	—	—	5	—	—
<i>Drepanocladus sp. sp.</i>	5	—	—	—	—	—
<i>Rhytidium rugosum</i>	—	—	—	10	+	—
<i>Thuidium abietinum</i>	5	—	—	+	—	—
<i>Tomenthypnum nitens</i>	—	—	—	5	—	—
<i>Cetraria chrysantha</i>	—	—	—	—	+	+
<i>C. cucullata</i>	5	—	—	5	—	—
<i>C. islandica</i>	—	—	—	—	+	+
<i>C. nivalis</i>	—	+	+	—	+	+
<i>C. tilesii</i>	5	+	+	5	+	+
<i>Dactylina arctica</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Thamnolia vermicularis</i>	+	+	+	—	+	+
<i>Stereocaulon paschale</i>	—	—	—	—	+	—

Примечание. Описание № 6в. 10 VII 1956 г. Бассейн р. Сизятчан. Верхняя часть склона западной экспозиции; крутизна 20°. Высота 200 м над ур. м. На известняках. Описание № 7г. 22 VII 1956 г. Бассейн р. Сизятчан. Верхняя часть склона долины; южная экспозиция; крутизна 20°. На известняках. Описание № 13в. 18 VII 1956 г. Бассейн р. Огоньюр-Юреге. Склон западной экспозиции; крутизна 25°. Высота 50 м над ур. м. На известняках. Описание № 14. 10 VII 1956 г. Бассейн р. Сизятчан. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 3°. Высота 130 м над ур. м. На известняках. Описание № 43б. 7 VIII 1984 г. Бассейн р. Сахтаны. Склон юго-западной экспозиции; крутизна 35°. Высота 200 м над ур. м. На известняках. Описание № 44б. 7 VIII 1984 г. Бассейн р. Сахтаны. Склон западной экспозиции; крутизна 40°. Выше редколесий. На известняках.

misandra, *Dendranthema mongolicum*, *Pedicularis oederi*, *Salix arctica*, *S. berberifolia* subsp. *fimbriata*, *S. recurvigemma*, *S. reticulata*, *Thalictrum alpinus*. Вообще на выходах известняков и известьесодержащих пород в этом районе отмечается множество редких видов (подобно *Anemone calva* или *Saxifraga lactea*) и целый ряд своеобразных тундровых сообществ, не имеющих аналогов ни в Арктике, ни в других природных областях. Именно поэтому район распространения сообществ с *Caragana jubata* представляет собой своеобразный биогеографический памятник и нуждается в охранном режиме. Высказывания о необходимости охраны этой территории уже имели место (Труфанова, 1979).

Особую опасность для растительности этой территории представляло бы проектировавшееся в недалеком прошлом, но пока не реализованное, строительство гидроэлектростанции в низовьях р. Лены, плотина которой предполагалась в районе так называемого Булкурского створа. Создание плотины практически означало бы почти полное затопление участков с *Caragana jubata*, а изменение местного климата и гидрологического режима вокруг водохранилища неминуемо привело бы к исчезновению этого и многих других редких видов. В настоящее время наибольшую опасность для сообществ с *C. jubata* представляют вырубка деревьев *Larix cajanderi* на прилегающих участках и неосторожное обращение с огнем, приводящее к губительным пожарам. Именно этими факторами риска должны определяться охранные мероприятия для обсуждаемой территории. Как биогеографический феномен эти урочища могли бы стать предметом тщательного и продолжительного изучения специалистами разного биологического профиля.

ЛИТЕРАТУРА

Каравая М. Н. О реликтовых местообитаниях *Caragana jubata* на севере Якутии в низовьях р. Лены // Бот. журн. 1948. Т. 33, № 5. С. 524—527. — Петровский В. В. Синупуальная структура некоторых растительных ассоциаций на севере Якутии: Автореф. дис.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 V 1988.

УДК (253)(—16)(210.5)(262.5)

Бот. журн., т. 74, № 2

А. В. Костылев, В. С. Ткаченко

КУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

A. V. KOSTYLEV, V. S. TKACHENKO. SHRUB VEGETATION OF THE NORTH-WESTERN
BLACK SEA REGION

Приведены результаты изучения современного состояния кустарниковой растительности северо-западного Причерноморья. На основе литературных данных и исследований авторов проанализировано таксономическое положение кустарниковых сообществ, определены особенности их динамики, дана общая характеристика фитоценозов с преобладанием кустарников как типа растительности и прогноз их развития.

В обширной литературе, касающейся вопросов типологии, ботанической географии кустарниковых сообществ (Билик, 1948, 1973; Быков, Степанова, 1953; Лавренко, 1956; Рубцов, 1956; Карамышева, 1961; Сафронова, 1965, 1967; Бельгард, 1971; Карамышева, Рачковская, 1973; Шеляг-Сосонко, 1982; Rikli, 1943; Tuxen, 1952; Orshan, 1959; Browicz, 1982, 1983, и др.), основное внимание обращается на кустарниковые степи и фитоценозы с участием ксерофильных кустарников родов *Caragana* Lam., *Spiraea* L., *Amygdalus* L. и некоторых других. В то же время почти не разработана типология и ботаническая география таких же специфических и характерных для некоторых районов степной зоны сообществ, как фитоценозы с участием видов *Rosa* L., *Crataegus* L., *Euonymus* L., *Prunus* L. и др. Попытки дать фитоценологическую характеристику таких ценозов предприняты в работах Н. Н. Дзенс-Литовской (1970), А. Л. Бельгарда (1970, 1974). Их происхождение и динамику рассматривали Н. Ф. Комаров (1951), А. Л. Бельгард (1974), классификация приведена в работе Д. Я. Афанасьева с соавт. (1956).

Формирование научного представления о кустарниковых сообществах как о самостоятельном типе растительности началось с конца прошлого века. С. И. Коржинский, а затем и другие исследователи рассматривали сообщества растений степной зоны с участием кустарников как единое подразделение — кустарниковую степь (Коржинский, 1888, 1891; Краснов, 1894; Крашенинников, 1937, и др.). В ряде более поздних работ (Быков, Степанова, 1953; Лавренко, 1954, 1956; Афанасьев и др., 1956; Карамышева, 1961) были типологически разграничены кустарниковые степи и заросли кустарников (fruticeta). В дальнейшем кустарниковая степь рассматривалась либо как особый тип растительности (кроме упомянутых выше работ — Билик, 1973), либо как ее подтип (Быков, 1957). Кустарниковая степь получила типологическую характеристику как степь с равномерно распределенными на фоне травостоя кустарниками (Леви́на, 1938; Соболевская, 1950; Лавренко, 1954, 1956; Степанова, 1962; Сафронова, 1965, 1967; Карамышева, Рачковская, 1973, и др.). Были

предложены критерии для разделения кустарниковых сообществ и кустарниковых степей по проективному покрытию. И. Х. Блюменталь (1956) предложил считать кустарниковой степью фитоценозы, в которых проективное покрытие кустарников составляет не более 20—30 %. При большем покрытии кустарников фитоценозы относятся к кустарниковому типу. И. Н. Сафронова (1965) считает, что сообщества с участием кустарников следует относить к кустарниковому типу растительности в том случае, когда проективное покрытие кустарников больше проективного покрытия травостоя, а в других случаях такие сообщества относятся к кустарниковой степи. Мы предлагаем к кустарниковому типу растительности относить сообщества, в которых покрытие кустарникового яруса составляет более 50 %. Там, где этот показатель ниже, мы имеем дело с кустарниковой степью.

Следует отметить, что современные кустарниковые заросли ряд авторов рассматривает как производную растительность (Вальтер, 1974; Schneider-Binder, 1972), другие же (Passarge, 1973; Van Gils, Keyzers, 1978; Bura, Lis, 1978; Smith, 1980, и др.) относят их к коренной растительности и выделяют в качестве типологически самостоятельного подразделения.

Заросли степных кустарников как тип растительности до сих пор не обрели четкого фитоценологического статуса. Поэтому целью нашей работы является попытка определить место и роль таких сообществ в растительном покрове. Объектом наших исследований стали степные районы северо-западного Причерноморья, где рассматриваемые сообщества весьма репрезентативны. Использован описательный геоботанический материал, полученный в экспедиционных исследованиях 1976—1982 гг. Обобщив его, мы пришли к выводу, что кустарниковые сообщества региона представляют отдельный тип растительности, обладающий специфическими структурой, составом видов и экобиоморф. Относительно генезиса кустарниковой растительности большинство исследователей высказывается в пользу их вторичного происхождения. Так, большие массивы занимает средиземноморский маквис, возникший на месте лесов, уничтоженных человеком. В исследованном нами районе хорошим примером вторичных кустарниковых сообществ могут служить сообщества, занимающие тальвеги депрессий на месте байрачных лесов. Как вторичные, так и первичные кустарниковые сообщества обладают устойчивым соотношением доминирующих и ассектирующих видов, повторяющейся комбинацией доминант, постоянным набором видов в травянистом ярусе. Несмотря на то что в каждом конкретном описании может доминировать тот или иной вид, в целом при анализе серии описаний явственно выделяются два-три главных доминанта. Это свидетельствует не столько о полидоминантности сообществ, сколько об их флористической подвижности. Очевидно, комплекс экологических факторов на данной местности формирует оптимальную комбинацию для ряда видов. Биота же в свою очередь определяет свой оптимум для одного-двух видов.

Фитоценозы с доминантной ролью кустарников в степной зоне образуют не менее сложные переходы, чем дерновинно-злаковые сообщества. Формируются комбинации полидоминантные, мозаичные. Если попытаться отразить все их многообразие и применить синморфологический принцип при выделении типов растительности, предложенный Б. А. Быковым (Быков, Степанова, 1953), то классификационная схема будет слишком громоздкой и отразит скорее континуальность, чем динамику растительного покрова. Поэтому мы стремились свести полученные материалы к возможно меньшему числу синтаксонов с более четкими фитоценологическими характеристиками.

Кустарниковый тип растительности в северо-западном Причерноморье представлен тремя формациями: *Crataegeta praearmatae*, *Pruneta stepposae*, *Spireaeta hypericifoliae*. Первые две формации имеют несколько больший фитоценологический объем, чем некоторые формации степного типа растительности, так как объединяют ассоциации с участием разных эдификаторов, генетически, геогра-

фически и экологически довольно близких. Следует отметить очевидную близость выделяемых нами таксонов к порядку *Prunetalia spinosae* Tuxen 52 союза *Berberidion* Br.-Bl. 50 (Horvat et al., 1974). Как показывает сравнительный анализ сводных списков флоры использованных нами описаний и списка, представленного в цитированной работе, из 11 дифференциальных видов порядка *Prunetalia spinosae* 9 видов присутствуют в наших списках.

К первой формации (*Crataegeta praearmatae*) относятся сообщества, произрастающие на понижениях рельефа, имеющие, как правило, вторичное происхождение (послелесное), а также автохтонные (на крайнем юге региона), не имеющие свиты лесных травянистых видов. Ко второй (*Pruneta stepposae*) относятся фитоценозы более низкорослых ксерофитов-кустарников, представленные чаще на выровненных участках склонов или небольших понижениях. Некоторые из них имеют послелесное происхождение (междуречье Дунай—Днестр), часть расположена в виде каймы вокруг фитоценозов предыдущей формации. Некоторые сообщества (на юге региона) являются коренными. Третья формация (*Spireaeta hypericifoliae*) не имеет тесной связи с лесной растительностью, но более явственны ее связи со степями. Близки к *Spireaeta hypericifoliae* фитоценозы формации *Caraganeta fruticis*, однако последние в северо-западном Причерноморье представлены в рамках кустарникового типа растительности крайне фрагментарно. Обе формации включают в себя также кустарниково-степные ассоциации.

Формация *Crataegeta praearmatae*

Морфологически сообщества формации имеют сходство с растительными сообществами, которые образованы зарослями низкоствольных деревьев и высоких кустарников (Сосновский, 1947). На связь некоторых фитоценозов формации с лесной растительностью указывает общность видового состава травостоев сухих дубрав юга Украины (Шеляг-Сосонко, 1974) и исследованных зарослей кустарников. Преобладают в составе формации виды двух типов ареалов: причерноморского (*Crataegus popovii* Chrshan., *C. praearmata* Klok., *C. orientalis* Pall., *Rosa subpigmaea* Chrshan., *R. heteroacantha* Chrshan., *Lavatera thuringiaca* L.) и средиземноморского (*Rosa klukii* Bess., *R. litvinovii* Chrshan., *Cotinus coggygria* Scop., *Viburnum lantana* L., *Aristolochia clematitis* L., *Sedum rubens* L., *Teucrium chamaedrys* L.), что свидетельствует о типологической близости данной формации с кустарниками северо-восточного Средиземноморья.

В составе сообществ, относящихся к данной формации, преобладают обычно *Crataegus popovii*, *C. praearmata*, *Rosa canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. rugosa* Thunb. По составу травянистых видов можно предполагать наличие связи формации с байрачными лесами, произрастающими на слабо увлажненных депрессиях юга Причерноморья.

Наиболее широкое распространение имеет ассоциация *Crataegus praearmata*+*Rosa canina* s. l. (*R. corymbifera*). Фитоценозы ассоциации занимают пологие (5—15°) склоны лиманов и низовьев рек между реками Днестр и Южный Буг, сосредоточиваясь по тальвегам депрессий. Высота кустарникового яруса достигает 1.5—2.5 м. Сообщества отличаются значительной сомкнутостью (0.7—0.9), что обеспечивает произрастание в составе травяного яруса некоторых лесных мезофитов, обычных для древесных насаждений лесной и лесостепной зон. В составе кустарникового яруса отмечены *Euonymus europaea* L. (0.3), *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr., *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Ligustrum vulgare* L., *Prunus stepposa* Kotov, *Pyrus communis* L. Нередко в составе сообществ данной ассоциации принимает участие *Rubus caesius* L. с покрытием до 40 %. Поскольку этот вид может развивать как стелющиеся, так и восходящие стебли, достигающие верхушек кустарников, выделить подъярус или пологи не представляется

возможным. С участием этого вида выделяется субассоциация *Crataegus praearmata* + *Rosa canina* + *Rubus caesius*.

Травяной ярус кустарниковых сообществ образован целым рядом мезофитов и в зависимости от сомкнутости ксерофитов. В него входят: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Poa nemoralis* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill. Из разнотравья — *Origanum vulgare* L., *Glechoma hederacea* L., *Cichorium intybus* L., *Plantago major* L., такие редкие виды, как *Senecio schwetzwii* Korsh., *Galium odessanum* Klok., реже — *Arctium lappa* L., *Daucus carota* L. На более освещенных местах — *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Stachys krynkensis* Kotov, *Bupleurum affine* Sadl., *Althaea narbonensis* Pourr., *Hieracium* L. и другие виды.

На понижениях склонов Тилигульского, Куяльницкого лиманов, где грунтовые воды значительно минерализованы и подходят близко к поверхности почв, в составе травянистого яруса кустарниковых сообществ встречаются галофиты: *Spergularia marina* (L.) Griseb., *Tripolium vulgare* Nees., а также *Elyturgia trichophora* (Link.) Nevski. Последний вид, по утверждению В. В. Осычнюка (1982), должен указывать на общность таких сообществ с саванноидной растительностью (Восточное Средиземье). В связи с этим можно отметить, что выделяемая некоторыми авторами саванноидная растительность не свойственна степям умеренных широт. В данном случае мы имеем дело лишь с флористическими элементами, характерными для саванноидной растительности.

Ассоциация *Crataegus* sp. + *Cerasus fruticosa* также представлена сложными полидоминантными сообществами. В кустарниковом ярусе участвуют *Crataegus praearmata*, *C. popovii*, *C. alutacea* Klok. Виды рода *Rosa* в сообществах этой ассоциации представлены меньше, нежели в предыдущей. Видное место в ярусе (с общей сомкнутостью 0.6—0.7) занимают *Cerasus fruticosa* Pall., *Ligustrum vulgare* L., *Euonymus europaea*, *Cerasus mahaleb*, *Pyrus communis*, *Berberis vulgaris*. Иногда в составе сообществ встречаются *Salix alba* L., *Sambucus nigra* L., *Carpinus betulus* L., *Ulmus carpinifolia* Rupr. ex Suckow. Травяной ярус развит несколько слабее, чем в ранее описанной ассоциации. Он образован в основном видами разнотравья: *Valeriana rossica* P. Smirn., *Stachys sylvatica* L., *Glechoma hederacea*, *Aristolochia clematitis*, *Aegopodium podagraria* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke. Реже встречаются *Poa nemoralis*, *Sedum maximum* (L.) Hoffm., *S. telephium* L., *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. (на камнях), *Geranium sanguineum* L. Сообщества этой ассоциации распространены на склонах Хаджибейского и Днестровского лиманов, а также западнее, по склонам рек. Ее фитоценозы имеют четкие признаки экзогенного происхождения. Во всяком случае места, на которых они описаны, носят оползневой характер или подвержены техногенным воздействиям. Не всегда четко выявляется доминирующая роль *Cerasus fruticosa*. Часто содоминантами боярышников бывают некоторые другие кустарники, но не шиповники. Это основная отличительная черта данной ассоциации.

Общей чертой обеих ассоциаций является нечеткость вертикальной дифференцировки кустарникового яруса. В зависимости от условий высота отдельных экземпляров одного вида колеблется между 0.7 и 2.5 м. Поскольку такие сообщества непосредственно контактируют со степной растительностью, степные виды (*Phlomis tuberosa* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch., *Knautia arvensis*, *Linaria genistifolia* (L.) Mill.) проникают в ее состав.

Формация *Pruneta stepposae*

Эта формация наиболее близка к описанным на территории Румынии сообществам союза *Prunion spinosae* Soo (1930 n. n. 1940) (Schneider-Binder, 1972), кроме того, ее фитоценозы структурно близки к фитоценозам формации *Crataegeta praearmatae*. Видовой состав сообществ формации значительно беднее, чем

предыдущей. Менее широко ее распространение. Терновники не привлекают сельскохозяйственных животных; их антропогенные изменения наблюдаются вследствие механических нарушений. Вырубка таких зарослей влечет за собой формирование кустарниковой степи или сообществ агломеративного типа. Средняя высота кустарников составляет 0.8—1.2 м. Площади, занятые терновниками, также небольшие. Как правило, это пятна в 50—200 м².

Доминанты терновников — *Prunus moldavica* (паннонский) и *P. stepposa* (восточноевропейско-западносибирский). Заметно ниже участие в составе терновников средиземноморских видов, но несколько выше — паннонских (*Rosa litvinovii*, *R. jundzillii* Bess.), что может свидетельствовать о характере их флорогенетических связей (паннонско-понтических). Если терновники распространены ныне в основном на местности, которая освободилась от моря лишь в середине четвертичного периода (плейстоцене), это вовсе не означает, что такие фитоценозы являются молодым образованием. Вследствие упомянутых структурных и флористических особенностей формация представлена двумя монодоминантными ассоциациями: *Prunetum moldavicae* и *Prunetum stepposae*. Фитоценозы первой встречаются чаще, нежели второй. Заросли терна степного обычно окаймляют по верхней кромке небольшие байрачные леса или сообщества других кустарников.

Фитоценозы *Prunetum moldavicae* встречаются на склонах берегов Днестровского лимана, рек Алкалия и Когильник. В состав сообществ кроме главного доминанта входят *Crataegus praearmata*, *Prunus stepposa*, *Rosa canina*. Из травянистых видов представлены: *Elytrogia repens* (L.) Nevski, *Artemisia austriaca* Jacq., *Ballota nigra*, *Campanula sibirica* L., эфемероиды: *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Scilla bifolia* L. и другие виды.

Сообщества *Prunetum stepposae* встречаются восточнее ранее описанной формации на склонах берегов Хаджибейского, Куяльницкого, Тилигульского лиманов и низовьев рек, впадающих в них. Они имеют вертикальную дифференцировку вследствие несколько меньшей сомкнутости зарослей. Здесь более или менее четко выделяются два яруса: кустарниковый и травяной. Кустарниковый ярус иногда имеет два подъяруса. Первый (1.5—2.0 м) образован *Rhamnus cathartica* L., а второй (0.8—1.2 м) — *Prunus stepposa* (иногда с примесью *P. moldavica*). В травяном ярусе встречаются *Asparagus verticillatus* L., который достигает уровня кустарников и ветвится на поверхности зарослей, *Poa nemoralis*, *Galium spurium*, *Geranium sanguineum*, *Aristolochia clematitis* и некоторые другие. По периферии зарослей иногда можно обнаружить *Crataegus praearmata*, *Rosa canina*, *R. litvinovii*, некоторые виды высокотравья: *Phlomis tuberosa*, *Lithospermum officinale* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Vincetoxicum rossicum* (Kleop.) Pobed.

Формация *Spiraeaeta hypericifoliae*

Сообщества *Spiraea hypericifolia* понтическо-казахстанского кустарника распространены на территории северо-западного Причерноморья крайне незначительно, главным образом на склонах Тилигульского лимана. На Куяльницком лимане *S. hypericifolia* встречается в составе сообществ кустарниковой степи, а также сообществ формации *Saraganeta fruticis*. Изучению этого степного вида посвящен целый ряд работ (Быков, Степанова, 1953; Куминова, 1960; Карамышева, 1961; Сафронова, 1967, и др.). Согласно опубликованным данным, наиболее широко распространены сообщества *Spiraea hypericifolia* в подзоне разнотравно-типчакowo-ковыльных степей в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. К западу ценоотическое значение этого вида несколько снижается. На Украине сообщества с участием этого вида подробно описаны в Провальской степи (Ткаченко, 1981). О распространении *S. hypericifolia* на Украине писали И. К. Пачоский (1917), М. И. Котов (1927), В. В. Осычнюк (Осичнюк, 1973). Следует уточнить, что, согласно нашим данным, распространение фитоценозов,

в которых доминирует этот вид, на территории подзоны типчаково-ковыльных степей свидетельствует в пользу того, что граница между подзонами разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степей реально проходит южнее, чем это показано в геоботаническом районировании Украины (Геоботаничне районування. . ., 1977).

Заросли, в которых *S. hypericifolia* имеет проективное покрытие более 50 %, встречаются на склонах Тилигульского лимана. Представлены они двумя ассоциациями.

Ассоциация *Spireaetum hypericifoliae* — это обычно монодоминантные сообщества, где проективное покрытие таволги составляет 60 %. Фитоценозы имеют три яруса: кустарниковый, травяной и мохово-лишайниковый. В кустарниковом ярусе (до 80 см) присутствуют также *Caragana frutex* (2—10 % покрытия). Травяной ярус (50—60 см) дает до 30 % покрытия. Здесь ведущая роль принадлежит ковылям (*Stipa ucrainica* P. Smirn., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. capillata*, *S. pulcherrima* C. Koch), которые в различных комбинациях дают 10—15 % покрытия. Нередко у *Achillea ochroleuca* Ehrh. покрытие 2—10 %. Видное место в ярусе занимают *Carex praecox* Schreb. (1 %), *Filipendula vulgaris* Moench (3 %), *Thymus marschallianus* Willd., *T. dimorphus* Klok. et Shost., *Potentilla arenaria*, *Galium ruthenicum* Willd. (по 1—3 %). В травяном ярусе отмечены также *Allium flavescens* Bess., *A. pulchellum* G. Don fil., *A. inaequale* Janka, *A. podolicum* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib., *Linum hirsutum* L., *Arenaria rigida* Bieb., *Convolvulus lineatus*, *Onosma subtinctoria* Klok., *Otites moldavica* Klok. и др. Всего на площади 100 м² насчитывается до 45 видов. Ярус, образованный мхом *Syntrichia ruralis* и лишайником *Cladonia foliacea*, составляет до 80 % покрытия. Мхи и лишайники образуют на поверхности почвы корочку толщиной до 5 см, которая прерывается в местах наибольшей сомкнутости кустарников. Горизонтальное распределение травянистых видов неравномерно.

Существуют также сомкнутые заросли таволги, располагающиеся на более увлажненных местах. Здесь травяной ярус выражен очень слабо (до 10 %), мохово-лишайниковый покров также заметно слабее (30—40 %), несколько меньше число видов на 100 м² (до 28).

Ассоциация *Spiraea hypericifolia*+*Caragana frutex*. Совместное покрытие двух кустарников достигает 80 % (таволга дает 50—60 %, карагана — 20—30 % покрытия). В составе ассоциации много ксерофитов. 1—2 % покрытия у *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Haplophyllum suaveolens* (DC.) G. Don fil., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. и некоторых других видов. Заметно меньше участие в ассоциации мезофильных видов (*Galium ruthenicum*, *Filipendula vulgaris*). Участвуют в сообществе *Paeonia tenuifolia* L., *Chamaecythisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Campanula sibirica*, *Asyneuma canescens* (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schenk, а также другие виды, перечисленные в описании вышеуказанной ассоциации. Структурное различие между ассоциациями состоит в более четкой мозаичности фитоценозов последней и отсутствии у нее четкой вертикальной дифференцировки.

Caragana frutex как доминант на исследованной территории не образует зарослей, однако на правобережном Причерноморье в пределах степной зоны она содоминирует во многих степных ассоциациях, создавая сообщества, переходные к кустарниковым зарослям. Аналогично ведет себя и *Spiraea hypericifolia*.

Подробное изучение кустарниковых сообществ правобережного Причерноморья позволяет сделать ряд выводов.

На основании обобщенных данных определяется объем понятия кустарниковый тип растительности. Этот тип растительности объединяет сообщества с эдификаторной ролью листопадных мезо- и нанофанерофитов, синузии которых формируют фитосреду биотопа. Поскольку многие из кустарниковых фито-

ценозов, являясь вторичными послелесными, устойчивы, их также можно причислять к данному типу.

Трудно дать однозначное определение генезиса выделенного типа растительности. Во-первых, промежуточное положение кустарниковых сообществ позволяет, с одной стороны, трактовать их как результат антропогенного уничтожения лесов, но, с другой, рассматривать в качестве форпостов лесной растительности. Во-вторых, хотя кустарниковые сообщества существуют совершенно самостоятельно и длительное время, абсолютное большинство видов из их состава является либо степными, либо лесными, либо имеет иную типологическую приуроченность. Лишь очень немногие виды, например *Galium odessanum*, *Crataegus porovii*, имеют свой экологический оптимум в сообществах кустарников.

Кустарниковая растительность распространена в северо-западном Причерноморье по склонам балок, берегов рек и водоемов, а также изредка на водоразделах в северной и западной частях региона. В целом по Украине этот тип растительности имеет довольно широкое распространение как в степи, так и в лесостепной зоне. На территории Крыма его роль в растительном покрове заметно меньше.

В связи с типологическим и зональным положением многоплановая роль кустарниковых сообществ в современных ландшафтах. Кустарники кроме изменения фитоценотической среды и создания условий для произрастания мезофитов и лесных видов в южных сухих районах, играют определенную водоохранную, противоэрозионную, природоохранную, рекреационную и прикладную роль. Водоохранная и противоэрозионная роль заключается в том, что кустарники защищают склоны от поверхностного смыва почв, от развития оползней, тем самым поддерживая гидрологический режим территории. Природоохранная их роль состоит в том, что эти заросли способствуют расселению и размножению некоторых видов животных, а также растений, о чем уже упоминалось. Рекреационная роль их также достаточно ясна. Поросшие кустарниками склоны лиманов, где встречаются источники питьевой воды, привлекают множество отдыхающих. Перспективна прикладная роль кустарников: боярышник, шиповник и другие виды являются ценным лекарственным сырьем, пригодным для заготовок в промышленных масштабах. Создание специальных охраняемых объектов на юге Правобережья УССР позволит сохранить и развить роль кустарникового типа растительности — неотъемлемой части фитокомпонента природных ландшафтов Причерноморья.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев Д. Я., Билик Г. И., Брэдис Б. М., Гринь Ф. О. Класифікація рослинності Української РСР // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13, № 4. С. 63—82. — Бельгард А. Л. К типологии лесных сообществ Гербовецкого леса // Гербовецкий лес. Кишинев: Карта Молдовеняска, 1970. С. 39—48. — Бельгард А. Л. Степное лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 336 с. — Билик Г. И. Рослинність Дністро-Бузького байрачного степу. — Бот. журн. АН УРСР. 1948. Т. 5. С. 53—60. — Билик Г. И. Чагарникові степи // Рослинність УРСР. Степи, кам'яністі відслонення, піски. Київ: Наук. думка, 1973. С. 240—245. — Блюменталь И. Х. К вопросу о классификации степей // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 78—89. — Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. 382 с. — Быков Б. А., Степанова Е. Ф. Кустарниковые степи как тип растительности // Изв. ВГО. 1953. № 1. С. 6—20. — Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс, 1974. 422 с. — Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. 304 с. — Дзюнс-Литовская Н. Н. Почвы и растительность степного Крыма. Л.: Наука, 1970. 156 с. — Карамышева З. В. О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника в подзоне сухих и пустынных степей // Материалы к флоре и растительности Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. С. 27—47. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 278 с. — Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Географгиз, 1951. 328 с. — Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европей-

ской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Казань, 1888. {Т. 1. 253 с. — Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Казань, 1891. Т. 2. 201 с. — Котов М. И. Ботанико-географичний нарис долини р. Інгульця // Тр. сільсько-господ. ботаніки. 1927. Т. 1, вып. 3. С. 17—61. — Краснов А. Н. Ботанико-географический очерк Полтавской губернии. СПб., 1894. 63 с. — Крашенинников И. М. Взаимоотношения леса и степи на южной окраине Уральской возвышенности // Землеведение. 1937. Т. 39, вып. 6. С. 496—525. — Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — Лавренко Е. М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Вып. 1. С. 157—173. — Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 595—730. — Левина Ф. Я. Весняна рослинності Надсивашья // Геобот. зб. Инст. бот. АН УРСР, 1938. № 2. С. 167—168. — Осичнюк В. В. Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. Київ: Наук. думка, 1973. С. 249—315. — Осичнюк В. В. Степи и сельскохозяйственные земли на их месте // География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982. С. 158—214. — Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. Т. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с. — Рубцов Н. И. Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. Т. 2. С. 573—594. — Сафронова И. Н. Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1965. 20 с. — Сафронова И. Н. О географии и фитоценологии степных кустарников Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 6. С. 844—851. — Соболевская Р. А. Растительность Тувы. Новосибирск: Наука, 1950. 139 с. — Сосновский Д. И. Основные формы растительного покрова Кавказа в их географическом размещении // Сов. ботаника. 1947. Т. 15, № 6. С. 318—328. — Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. 134 с. — Ткаченко В. С. Прогноз змін рослинності заповідника «Провальський степ» // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38, № 1. С. 83—89. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. Ліси формції дуба звичайного на території України та їх еволюція. Київ: Наук. думка, 1974. 240 с. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. Ксерофитные редколесья и заросли гемиксерофитных кустарников // География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982. С. 152—157. — Browicz K. Chorology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions. Warszawa; Poznan: Polish Scientific Publishers. Vol. 1, 1982. 172 p.; Vol. 2, 1983. 86 p. — Bura K., Lis W. Zbiorowiska zarosli srodpolnych i ich okrajki w okolicy Poznania // Badania fizjogr. nad Pol. Zach. 1978. Bd. 30. P. 89—100. — Gils H. van, Key-sers E. Staudengesellschaften mit *Geranium sanguineum* und *Trifolium medium* in der (sub) montanen Stufe des Walliser Rhonetals (Schweiz) // Folia geobot. phytotax. 1978. Vol. 13, N 4. P. 351—369. — Horvat I., Glavac V., Ellenberg H. Vegetation Sudosteuropas. Stuttgart: Gustav Fischer, 1974. 768 S. — Orshan G. The maquis of *Ceratonia siliqua* in Israel // Vegetatio. 1959. Vol. 2. 387—411 p. — Passarge H. Über azidophile Frangula-Gebusche // Acta bot. Acad. sci. hung. 1973. Vol. 19, N 1—4. S. 255—267. — Rikli M. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern: Hans Huber, 1943. Bd 1. 436 S. — Schneider-Binder E. Gebusche und Hecken (Prunion fruticosae Tx. 1952 und Prunion spinosae Soo 1930 n. n. 1940) im Hugelgebiet um die Sibiussenke in Siebenburgen // Stud. si comun. Muz. Brukenenthal. Sti. natur. 1972. N 17. S. 183—207. — Smith R. L. Alluvial shrub vegetation of the San Gabriel River floodplain, California // Madrono. 1980. Vol. 27, N 3. P. 126—138. — Tuzen R. Hecken und Gebusche // Mitt. geogr. Ges. (Hamburg). 1952. Vol. 50. S. 85—117.

Институт ботаники АН УССР,
Київ.

Получено 10 XI 1985,
повторно 29 VIII 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Н. И. Стрельникова, В. А. Николаев

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ РОДА *PYXILLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. STRELNIKOVA, V. A. NIKOLAYEV. NEW DATA ON MORPHOLOGY AND
SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS *PYXILLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

При изучении с помощью сканирующего электронного микроскопа установлено, что створки представителей рода *Pyxilla* являются створками спор. Элементы вегетативной клетки видов рода *Pyxilla* аналогичны по строению *Rhizosolenia alata*. На этом основании род *Pyxilla* включен в сем. *Rhizosoleniaceae*.

Род *Pyxilla* Grev. является характерным элементом флоры диатомовых водорослей палеогена. В некоторых отложениях этого возраста виды рода *Pyxilla* входят в состав руководящих комплексов. Однако систематическое положение рода остается дискуссионным более 100 лет.

Род *Pyxilla* с двумя видами *P. johnsoniana* Grev. и *P. barbadensis* Grev. описан R. Greville (1865) из отложений Cambridge Estate на о-ве Барбадос (Малые Антильские острова), датируемых средним—поздним эоценом. Автор сближает описанный род с родами *Pyxidicula* Ehr. и *Dyctiopyxis* Ehr., но не указывает, к какому семейству следует его отнести. H. van Heurck (1899) поместил род *Pyxilla* в сем. *Melosiraceae* Kütz., J. de Toni (1891—1894) — в сем. *Thaumatodiscaceae* (Cleve) Pant., F. Schütt (1896) — в группу родов неопределенного систематического положения, названную им *Puxilleae*. A. Forti (1909), проводивший ревизию рода *Pyxilla*, не затрагивал вопроса о его систематическом положении, но сближал род с сем. *Biddulphiaceae* Kütz., основываясь на сходстве в строении клювовидных выростов с выростами-рогами видов рода *Hemiaulus* Ehr. В системе G. Karsten (1928) группа родов *Puxilleae* выделена в ранге колена, в эту группу помещены споры различных родов, близких к сем. *Chaetoceraeae* H. Smith и *Rhizosoleniaceae* Petit.

В «Диатомовом анализе» (1949) род *Pyxilla* отнесен к подсем. *Isthmioideae* Schütt сем. *Biddulphiaceae*. А. П. Жузе (1963) также включала *Pyxilla* в сем. *Biddulphiaceae*.

I. Hendeу (1969) выделил новый род *Pyrgupyxis* Hendeу, к которому отнес большинство видов рода *Pyxilla*, но систематическое положение этих родов он не обсуждал. Однако автор отмечал, что способ соединения клеток и остатки трубчатой тонкопунктирной оболочки на поверхности панциря *Pyxilla*—*Pyrgupyxis*, возможно, свидетельствуют о том, что это споры каких-то видов рода *Rhizosolenia* Brightw. Нецелесообразность выделения рода *Pyrgupyxis* уже обсуждалась (Стрельникова, 1982).

R. Simonsen (1979) выделяет сем. *Pyxillaceae* Schütt, сохраняя название, данное ранее Schütt (1896) для группы родов *Puxilleae*, и относит его к подпорядку *Rhizosoleniineae*. Кроме рода *Pyxilla* Simonsen включает в сем. *Pyxillaceae* роды *Gladius* Schulz, *Gyrodiscus* Witt, *Mastogonia* Ehr., *Pyrgupyxis* Hendeу, от-

мечая, что эти роды могут быть представлены как вегетативными клетками, так и покоящимися спорами. Выделяет сем. *Pyxillaceae* и З. И. Глезер (1981), однако в составе сем. *Pyxillaceae* она оставляет только роды *Gladius* и *Pyxilla* и относит это семейство к порядку *Melosirales*.

На основании исследования морфологии некоторых видов родов *Gladius*, *Pyxilla* и *Rhizosolenia* в отложениях мела-палеогена было высказано предположение о необходимости объединения этих родов в одно сем. *Rhizosoleniaceae* (Николаев, 1984).

Наши исследования показали, что створки у *Pyxilla gracilis* и *P. prolongata* сильно окремнелые с пороидными ареолами, у которых кривизна вдавлен в базальный слой кремнезема (табл. I, 6, 7, 9; табл. II, 1—7). Ранее (Hendey, 1969; Gombos, 1976; Hajos, 1976) отмечали, что створки некоторых видов рода *Pyxilla* имеют дополнительную тонкопунктирную оболочку. Согласно нашим исследованиям, эта оболочка образована полукольцевидными поясковыми ободками с пороидными ареолами. Ободки образуют трубку (чехол), внутри которой находится створка (табл. I, 1—7). Отсюда можно заключить, что створки *P. gracilis* являются створками спор, а трубчатый чехол — пояском вегетативной клетки. У видов рода *Rhizosolenia* широко встречаются поясковые ободки в виде трубок, образованных из полукольцевидных или иных соединительных ободков. Исследования показали, что у *R. alata* (табл. I, 8) форма соединительных ободков сходна с таковыми у *Pyxilla gracilis*, у *R. alata* они перфорированы лопулярными ареолами (табл. I, 10, 11).

Соединение створок соседних панцирей у *P. gracilis* происходит так же, как и у видов рода *Rhizosolenia* посредством наложения оттянутых вершин друг на друга и их закреплением в углублениях с гиалиновым выступом (зубцом) (табл. II, 1—9). Лабийные выросты у видов рода *Rhizosolenia* и *Pyxilla* нами не найдены, указание на их присутствие (Hasle, 1975; Simonsen, 1979) требует проверки. Сходство морфологического строения *P. gracilis* и *Rhizosolenia alata* позволяет считать, что *P. gracilis* является спорой вида рода *Rhizosolenia*, близкого к *R. alata*. Поскольку у других видов рода *Pyxilla* (*P. gracilis* var. *sarativiana* Forti, *P. johnsoniana*, *P. prolongata*) часто наблюдается на поверхности створок дополнительная тонкопунктирная оболочка (табл. II, 1, 2—5), то створки указанных выше видов также являются не вегетативными клетками, а спорами.

У большинства видов рода *Rhizosolenia* створки в виде воронки с симметрично или эксцентрично скошенной верхушкой, конец которой продолжен в гиалиновый шип или длинную щетинку. У *R. alata* строение створок иное, шип или щетинка отсутствует. Это дало основание G. Hasle (1975) выделить *R. alata* в особую секцию в роде *Rhizosolenia*. Вероятно, различия в морфологическом строении аппарата, осуществляющего соединение клеток в колонии, являются основным диагностическим критерием для выделения родов в сем. *Rhizosoleniaceae*.

Таксономическая самостоятельность *Rhizosolenia alata* — вопрос сложный и дискуссионный, требующий дальнейшей разработки. В данной работе мы постарались выяснить природу и родственные связи вымершего в конце раннего олигоцена рода *Pyxilla*, створки которого являются спорами каких-то *Rhizosoleniales* типа *Rhizosolenia alata*.

Порядок *Rhizosoleniales*, вероятно, является одним из трех эволюционных стволов центрических диатомовых водорослей, отличительными признаками которого следует считать контур панциря с однополюсными створками и соединение клеток в колонию с помощью вершин створок, накладывающихся друг на друга и образующих как бы замок. Simonsen (1979) указывает, что у представителей сем. *Pyxillaceae* строение ареол сходно с ареолами представителей *Stephanopyxis* — *Pyxidicula*, что можно считать единственным морфологическим критерием отличия сем. *Pyxillaceae* от сем. *Rhizosoleniaceae*. Исследования по-

казали, что только у *Gladius speciosus* Schulz имеются ареолы с велумом, расположенным на внутренней поверхности створки, аналогично ареолам у видов рода *Pyxidicula*, что позволило исключить род *Gladius* из сем. *Pyxillaceae*. Достаточно убедительных морфологических критериев для отделения рода *Pyxilla* от сем. *Rhizosoleniaceae* нет. Палеонтологических данных для этого также недостаточно. Сем. *Rhizosoleniaceae* древнее, его представители известны с мелового времени, а виды рода *Pyxilla* ограничены временным интервалом ранний эоцен—ранний олигоцен.

Порядок *Rhizosoleniales*, вероятно, состоит из одного сем. *Rhizosoleniaceae* и включает роды *Pyxilla* и *Rhizosolenia*. Роды *Dactyliosolen* Castr. и *Guinardia* Peragallo, видимо, образуют самостоятельную группу, систематическое положение которой не ясно, но по морфологии створок и расположению лабиатных выростов эти роды не соответствуют характеристике сем. *Rhizosoleniaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Глезер З. И. К разработке новой классификации диатомовых водорослей // Тез. II Всес. палеонтолог. совещ. Киев: Наук. думка, 1981. С. 108—110. — *Диатомовый анализ*. Л.: Госгеолтехиздат, 1949. Кн. 2. С. 238. — Жузе А. П. Тип *Bacillariophyta* (*Centricae*) // Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 14. С. 55—122. — Николов В. А. К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1468—1474. — Стрельникова Н. И. К ревизии родов *Gladius* Schulz, *Pyxilla* Greville, *Pyrgopyxis* Hendey (*Bacillariophyta*) // Морская микропалеонтология. М.: Наука, 1982. С. 163—166. — De Toni J. B. Sylloge Algarum. 2. *Bacillarieae* // Patavii. 1891—1894. 1556 p. — Forti A. Studi per una Monografia del genere *Pyxilla* (Diatomee) e dei genere affini // Nouva Notarisia. Ser. 20. Padova, 1909. P. 5—20. — Gombos A. M. Paleogene and neogene diatoms from the Falkland Plateau and Malvinas Outer Basin: Leg 36, Deep Sea Drilling Project // Ed. P. F. Barker, I. W. D. Dalziel, M. G. Dinkelman et al. Initial Rep. DSDP. Washington, 1976. Vol. 36. P. 575—687. — Greville R. K. Descriptions of new and rare diatoms. Ser. XIV // Trans. Micrisc. Soc. London, vol. 13, n. s., 1865. P. 1—10. — Hajos M. Upper Eocene and Lower Oligocene *Diatomaceae*, *Archaeomonadaceae* and *Silicoflagellatae* in southwestern pacific sediments, DSDP, Leg 29 // Ed. C. D. Hollister, C. Craddock, Y. A. Bogdanov et al. Initial Rep. DSDP. Washington, 1976. Vol. 35. P. 817—883. — Hasle G. R. Some living marine species of the diatom family *Rhizosoleniaceae* // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 99—140. — Hendey N. I. *Pyrgopyxis*, a new genus of diatoms a South Atlantic Eocene core // Occas. Pap. California Acad. Sci. 1969. N 72. P. 1—6. — Karsten G. *Bacillariophyta* (*Diatomeae*) // Ed. A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1928. P. 105—303. — Schütt F. *Bacillariales* (*Diatomeae*) // Ed. A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 1. Abt. 1b. Leipzig, 1896. P. 31—150. — Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria, 1979. Vol. 2. P. 9—71. — Van Herck H. Traité des Diatomées // Anvers. 1899. 569 p.

Ленинградский государственный
университет,

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 V 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.345(4/5)

Е. И. Косович

НАХОДКА *ТОМЕНТНУПNUM FALCIFOLIUM*
(*BRACHYTHECIACEAE*) — НОВОГО
ДЛЯ БРИОФЛОРЫ ЕВРАЗИИ ВИДАE. I. KOSSOVICH. FINDING OF *TOMENTHYPNUM FALCIFOLIUM* (*BRACHYTHECIACEAE*) —
A NEW SPECIES FOR EURASIAN BRYOFLORE

Приводятся сведения о первом для Евразии местонахождении *Tomenthypnum falcifolium* (*Brachytheciaceae*, *Musci*), ранее считавшегося эндемичным для Северной Америки.

Среди мхов, собранных нами летом 1986 г. на болотах Тункинской котловины (Бурятская АССР), был обнаружен интересный вид — *Tomenthypnum falcifolium* (Rep. ex Nichols) Tuom. (сем. *Brachytheciaceae*). В настоящей заметке он приводится впервые как для территории СССР, так и для Евразийского материка в целом.

По литературным данным (Podpěra, 1954; Persson, Sjörs, 1960; Ahti, Fagerstén, 1967; Tuomikoski et al., 1973; Vitt et al., 1975; Vitt, Hamilton, 1975; Crum, 1976; Vitt, Koronen, 1976; Vitt, Horton, 1979; Crum, Anderson, 1981; Ireland, 1982), ареал *T. falcifolium* охватывает значительную часть Канады (Британская Колумбия, Альберта, Манитоба, Онтарио, Квебек, Нью-Брансуик, северо-западные территории, Юкон, о-в Ньюфаундленд) и северо-восточную часть США (Миннесота, Мичиган, Нью-Йорк, Коннектикут). Н. Crum, L. Anderson (1981) приводят *T. falcifolium* для Гренландии без указания конкретного местонахождения.

По сведениям ряда авторов (Vitt et al., 1975; Vitt, Hamilton, 1975; Crum, 1976), *T. falcifolium* произрастает на слабоминерализованных болотах часто в примеси к оксифилам: *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. Однако имеются и другие данные о его экологии. Так, D. Vitt, T. Koronen (1976) отмечают *T. falcifolium* на евтрофном болоте с *Picea mariana* Britt. и *Larix laricina* Koch. Н. Persson, Н. Sjörs (1960) обнаружили этот мох как на мезотрофном участке болота (pH 5.0, межкочья, в сообществе с *Sphagnum pulchrum* (Braithw.) Warnst., *S. jensenii* H. Lindb.), так и на евтрофных участках (pH 5.1, 5.8, 6.5, межкочья, в сообществе с *Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst., *D. badius* (Hartm.) Roth, *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske).

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод об относительно широкой экологической амплитуде *T. falcifolium* по отношению к условиям минерального питания и степени увлажнения.

Отсутствие данных о распространении *T. falcifolium* за пределами Северной Америки позволило ряду авторов (Persson, Sjörs, 1960; Tuomikoski et al., 1973; Vitt, Hamilton, 1975) считать этот вид эндемичным для бореальной и субарктической зон Северной Америки, хотя возможность его произрастания в Европе все же не исключалась (Podpěra, 1954). Находка *T. falcifolium* в Сибири

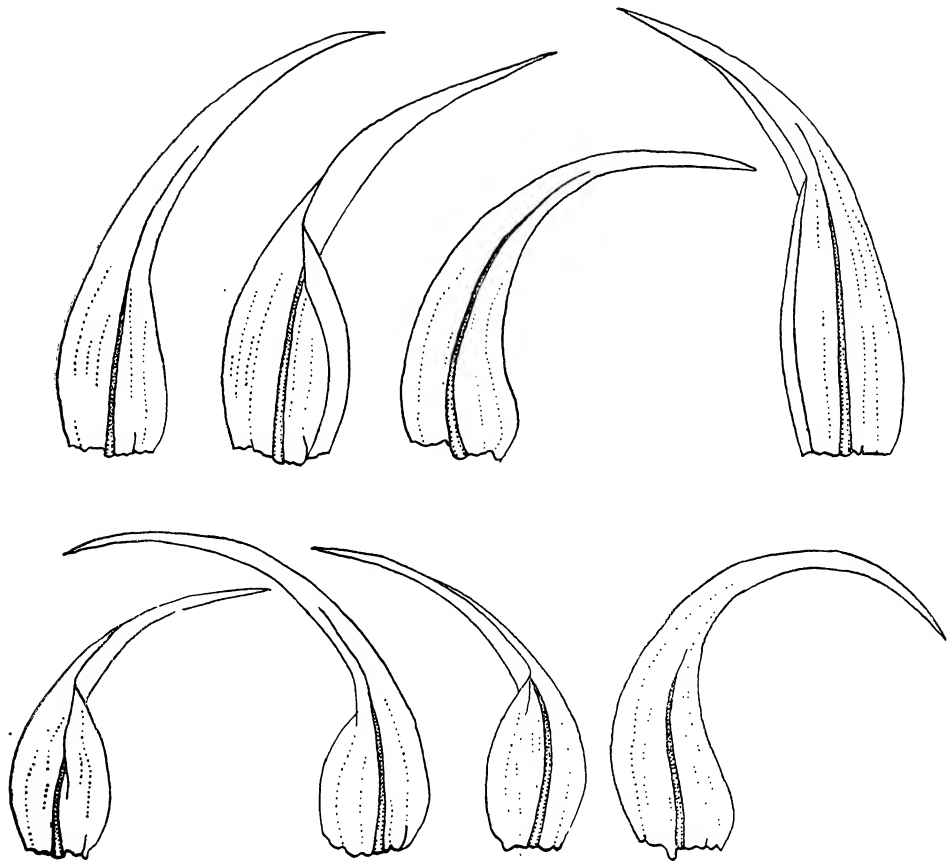


Рис. 1. Стеблевые (верхний ряд) и веточные (нижний ряд) листья *Tomenthypnum falcifolium*.

позволила расширить наши представления об экологии и распространении этого вида.

T. falcifolium был собран Л. В. Бардуновым и Е. И. Косович на мезотрофном болоте в 8,5 км к западу от пос. Тагархай Тункинского р-на Бурятской АССР (51°50' с. ш., 102°20' в. д.) 7 VI 1986 г. Он рос на кочке в смешанной дерновинке (площадь ее проективного покрытия около 250 см²) со *Sphagnum warnstorffii* Russ., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. (осоково-моховое сообщество; pH верхнего слоя торфяного горизонта 4,9; уровень сезонной мерзлоты 17 см).

Приводим описание *T. falcifolium*, основанное на изучение нашего образца, 7 образцов из Северной Америки, хранящихся в Гербарии Отдела низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), и литературных данных. Наш образец хранится в Гербарии Иркутского государственного университета, дублет — в Гербарии Отдела низших растений БИНа.

Tomenthypnum falcifolium (Ren. ex Nichols) Tuom. in Ahti et Fagerstén, 1967. Ann. Bot. Fenn., 4 : 435. — *Camptothecium nitens* var. *falcifolium* Ren. ex Nichols, 1913. Rhodora, 15 : 12. — *Camptothecium nitens* var. *falcatum* Peck. ex Burnham, 1920. Bryologist, 23 : 54. — *Tomenthypnum nitens* var. *falcifolium* (Ren. ex Nichols) Podp., 1954. Consp. Musc. Eur.: 599. — *Homalothecium nitens* var. *falcifolium* (Ren. ex Nichols) Wijk et Marg., 1965. Taxon 14 : 197. — Томенттипнум серповиднолистный.

Дерновинки сравнительно густые, блестящие, желто-зеленые до золотисто-желтых в верхней части, внизу бурые. Стебель прямостоячий до восходящего,

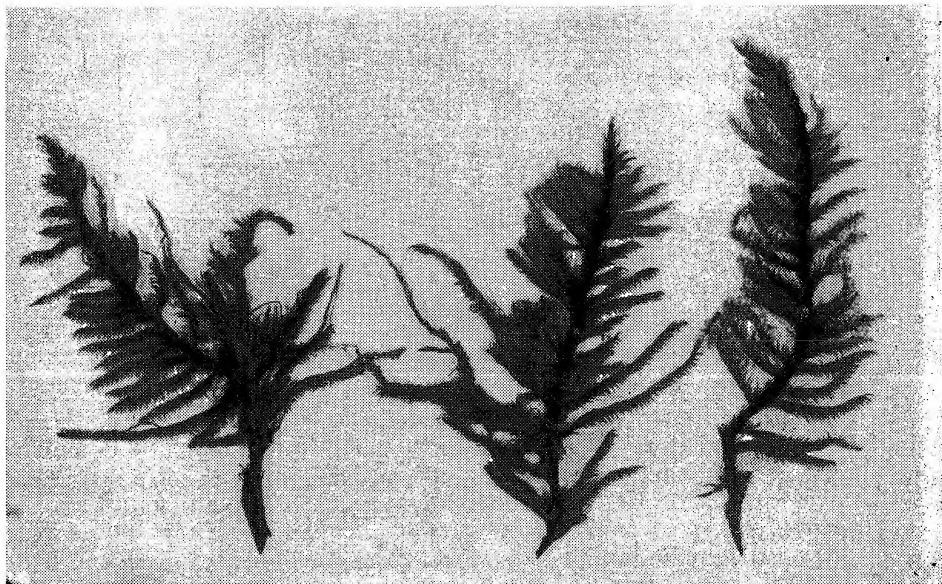


Рис. 2. *Tomenthypnum falcifolium*, сибирский образец. Фотография В. А. Каленикова.

неправильно перисто ветвящийся (наш образец неправильно густо перисто ветвящийся), до 6 (10) см дл. Стебель почти до самой верхушки густо-буровойлочный. Стеблевые листья серповидно согнутые, от (1.9) 2.2 до 3.3 мм дл., узкояйцевидно-ланцетные, постепенно суженные в тонкую острую верхушку, к основанию несколько суженные, сильно продольно-складчатые. Край листа цельный или с несколькими мелкими зубцами в верхушке. Жилка простая, сравнительно узкая, до $5/6$ дл. листа, с ризоидами. Веточные листья мельче, сильнее серповидно согнутые, жилка без ризоидов. Клетки пластинки стеблевого листа линейные, толстостенные, до 70—90 мкм дл. и 2.5—4.0 мкм шир., в основании короче и шире, пористые, часто желтоватые, клетки углов основания почти не дифференцированы. Перихециальные листья 4—5 мм дл., влагалищные, складчатые, почти цельные, верхушка иногда отогнута. Двудомный. Спорогонии, по видимому, редки (у нашего образца они отсутствуют). Ножка до 39 мм дл., красноватая, гладкая. Коробочка около 2 мм дл., продолговато-цилиндрическая, наклоненная до горизонтальной, согнутая, в зрелом состоянии незначительно ребристая. Колечко из 3—6 рядов мелких тонкостенных клеток, крышечка удлинненно-коническая, колпачок клубковидный. О спорах сведения отсутствуют (рис. 1, 2).

От *T. nitens* отличается серповидностью листьев, хорошо заметной невооруженным глазом, формой листовой пластинки (у *T. falcifolium* листья яйцевидно-ланцетные, суженные книзу, у *T. nitens* — ланцетные, с наибольшей шириной в основании), мелкими размерами (длина стебля *T. falcifolium* — 5—6 (10) см, *T. nitens* — 10—16 см; длина стеблевого листа *T. falcifolium* — (1.9) 2.2—3.3 мм, *T. nitens* — 3—4 мм), способом прикрепления ризоидов (у *T. falcifolium* ризоиды образуются только на жилке стеблевого листа, у *T. nitens* — как на жилке стеблевого листа, так и на месте его прикрепления к стеблю), строением колечка (у *T. falcifolium* оно 3—6-рядное, у *T. nitens* — 2-рядное).

На евтрофных и мезотрофных болотах, заболоченных берегах озер, в напочвенном покрове заболоченных хвойных лесов.

О б щ е е распространение: СССР (Сибирь), Канада, северо-восток США, о-в Гренландия.

Интересную особенность распространения *T. falcifolium* в Северной Америке отмечают Vitt, Hamilton (1975); этот мох встречается только на территориях, подвергавшихся плейстоценовому оледенению. Действительно, большая часть ареала *T. falcifolium* охватывает, по Н. Я. Кацу (1971), провинции мерзлых болот тундры и северной части лесной зоны, южная граница которых совпадает с южной границей островной мерзлоты. За пределами этих провинций *T. falcifolium* встречается чаще на болотах, оформившихся на месте ледниковых озер.

В свете вышеизложенного произрастание *T. falcifolium* на территории Тункинской котловины, где залегают мощные (до 280—450 м) (Баранов, 1965) толщи многолетнемерзлых пород, представляется закономерным и лишней раз свидетельствует о психрофитизме данного вида.

На наш взгляд, важнейшим фактором, определяющим распространение *T. falcifolium*, являются низкие температуры субстрата в условиях резко континентального климата. Учитывая слабую изученность бриофлоры болот Сибири, можно предполагать наличие *T. falcifolium* в других районах с соответствующими климатическими и геофизиологическими условиями (например, в Южной Якутии).

В заключение выражаем глубокую благодарность Л. В. Бардунову и О. М. Афоной за консультации при определении вида, а также В. А. Каленикову за техническую помощь.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов И. Я. Многолетняя и сезонная мерзлота. — В кн.: Предбайкалье и Забайкалье. М.: Наука, 1965. С. 127—138. — Казу Н. Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 294 с. — Ahti T., Fagerstén R. Mosses of British Columbia, especially Wells Gray Provincial Park // Ann. Bot. Fen. 1967. N 4. P. 422—440. — Crum H. A. Mosses of the Great Lakes forests. Michigan: University Herbarium, University of Michigan, 1976. 404 p. — Crum H. A., Anderson L. E. Mosses of eastern north America. New Yorks, Columbia University Press, 1981. Vol. 2. 1017 p. — Ireland R. R. Moss flora of the maritime provinces. Ottawa: National Museum of natural sciences publication in botany, 1982. N 13. 738 p. — Persson H., Sjörns H. Some bryophytes from the Hudson Bay lowland of Ontario // Svensk Botanisk Tidskrift, 1960. Vol. 54, N 1. P. 247—268. — Podpěra J. Conspectus muscorum europaeorum. Praha: Československé Akademie věd, 1954. 697 p. — Tuomikoski R., Koponen T., Ahti T. The mosses of the iceland of Newfoundland // Ann. Bot. Fen. 1973. N 10. P. 217—264. — Vitt D. H., Achuff P., Andrus R. E. The vegetation and chemical properties of patterned fens in the Swan Hills, north central Alberta // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 23. P. 2776—2795. — Vitt D. H., Hamilton C. D. Taxonomic status of *Tomenthypnum falcifolium* // Bryologist. 1975. Vol. 78, N 2. P. 168—177. — Vitt D. H., Horton D. G. Bryophytes new to Alberta, Yukon territory and Northwest territories, Canada // Bryologist. 1979. Vol. 82, N 3. P. 409—416. — Vitt D. H., Koponen T. Mosses of the Grande Cache region of Alberta, Canada // Lindbergia. 1976. Vol. 3, N 3. P. 277—286.

Иркутский государственный
университет.

Получено 10 III 1988.

И. Г. Ляхова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ БЛИЗ ТЕРМАЛЬНОГО ИСТОЧНИКА В СЕВЕРНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

I. G. LYAKHOVA. FLORISTIC FINDINGS NEAR HOT SPRING IN THE NORTH BAIKAL REGION

Приводятся сведения о 6 редких для Сибири видах сосудистых растений, один из которых — *Pycreus nilagiricus* — найден в Сибири впервые.

В 1986 г. при изучении болот Верхнеангарской котловины была исследована флора окрестностей Дзелиндинского термального источника в зоне Байкало-Амурской железнодорожной магистрали, в 64 км к востоку от пос. Нижнеангарск. Флора участка, куда непосредственно попадают воды источника, как и следовало ожидать, оказалась термофильной. Среди доминирующего *Phragmites australis*, достигающего двухметровой высоты, и обильно произрастающего *Polygonum hydropiper* были обнаружены редкие для Сибири виды, из которых *Pycreus nilagiricus* найден в Сибири впервые.

Pycreus nilagiricus (Hochst. ex Steud.) E. G. Camus — ситовник нилагирийский (сем. *Cyperaceae*). Вид распространен в Индии, Китае, на Корейском п-ове, в южной и тропической Африке, Австралии, СССР. В СССР он произрастает в Уссурийском крае и в Средней Азии (Прибалхашье, Тянь-Шань). Как и многие виды сем. *Cyperaceae*, *P. nilagiricus* в СССР приурочен к переувлажненным берегам рек, ручьев, входит в состав растительности сыроватых лугов (Флора СССР, 1935).

В Прибайкалье ситовник нилагирийский образует небольшие по размерам групповые заросли из 7—20 особей вдоль текущих вод источника. Было обнаружено не более 10 таких зарослей, занимающих илистые субстраты вблизи выхода источника на площади около 7—10 м². Гербарные экземпляры хранятся в Иркутском государственном университете, дублет — в Гербарии Ботанического института АН СССР (БИН).

Представляют интерес и другие флористические находки в зоне Дзелиндинского источника.

Lythrum intermedium Ledeb. — дербенник промежуточный. М. Г. Попов (1957) отмечает его на Енисее и в Даурии, подчеркивает дизъюнктивность его ареала. М. М. Иванова и А. А. Чепурнов (1983) приводят этот вид для Верхнеангарской котловины, где он растет около горячего источника вблизи оз. Иркана, находящегося в 42 км к востоку-юго-востоку от Дзелиндинского источника. Вид включен в список редких растений Сибири и рекомендован для местной охраны (Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980).

Thelypteris palustris Schott — телиптерис болотный. В Центральной Сибири — это редкое растение, произрастает на болотах некоторых районов Иркутской обл. и Бурятской АССР. Вид интересен как неморальный реликт, имеющий прерывистое распространение, числится в списке растений, подлежащих местной охране (Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980).

Pilea mongolica Wedd. — пиilea монгольская. В сибирских флористических сводках (Попов, 1959; Флора Центральной Сибири, 1979) указано на приуроченность вида к Даурии, однако названо единственное изолированное место произрастания данного вида вне ее — у термального источника вблизи оз. Иркана (Верхнеангарская котловина). Нашими исследованиями установлен второй участок обитания пилеи монгольской в этой котловине.

Polygonum belophyllum Litv. — горец стрелолистный. Сибирскомонгольский вид, ареал которого тяготеет к югу, встречается спорадически на влажных лугах и болотах от Енисея до Амура. Для Северного Прибайкалья весьма редок (лишь в бухте Хакусы). На территории Верхнеангарской котловины до сих пор обнаружен не был.

Lyсorus eиroraеus L. — зюзник европейский. Редкий вид во флоре Байкальской Сибири; встречается вблизи горячих источников, по берегам рек, озер. Указано 2 местонахождения его в долине р. Лены (с. Тутура, с. Верхолениск). Редок в долине Ангары, в Тункинской котловине, на восточном побережье оз. Байкал (Флора Центральной Сибири, 1979). Обнаружен близ оз. Иркана (Иванова, Чепурнов, 1983), а также на юге Катангского р-на Иркутской обл. (Водопьянова, 1979).

Таким образом, небольшая (около 200 м²) по площади территория Дзелиндинского термального источника является рефугиумом, где благодаря локальным условиям сохранились виды предположительно доледниковой флоры. Необходимость сохранения этой флоры связана не только с ее уникальностью, но и с использованием источника в бальнеологических целях.

В заключение автор выражает благодарность В. И. Грубову за консультацию.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. Материалы и флора бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. С. 115—175. — Иванова М. М., Чепурнов А. А. Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 222 с. — Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, 1959. Т. 1—2. — Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с. — Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1935. Т. 3. С. 4—13. — Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1—2. 1046 с.

Иркутский государственный
университет.

Получено 31 III 1988.

УДК 581.9 (517.3)

Бот. журн., т. 74, № 2

И. А. Губанов, Р. В. Камелин, А. Л. Буданцев,
Э. Ганболд, Ш. Дариймаа

НОВИНКИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ

I. A. GUBANOV, R. V. KAMELIN, A. L. BUDANTSEV, E. GANBOLD,
Sh. DARIJMAA. NEW FINDINGS IN THE FLORA OF THE EASTERN MONGOLIA

По итогам полевых работ 1987 г. в составе советско-монгольской комплексной биологической экспедиции приводятся дополнения к флоре Монгольского Прихинганья, долины р. Халхин-гол и Восточно-Монгольского района за пределами Халхин-гола. В представленном списке (287 видов) 26 видов являются новинками флоры МНР. Отмечены также виды, отсутствующие в сводке В. И. Грубова (1982) и выявленные после выхода ее в свет с указанием литературных источников.

Давно отмечено большое своеобразие природы восточных районов Монголии. Здесь заметно влияние восточно-азиатского муссона, а в составе флоры и фауны представлены маньчжурские элементы. Особенно это проявляется в юго-восточной части МНР, занимающей отроги Большого Хингана. Эту часть рес-

публики, совсем небольшую по площади, В. И. Грубов и А. А. Юнатов (1952) выделили в особый Прихинганский горно-степной флористический район, отделив его от остальной территории Восточной Монголии, которая образовала Восточно-Монгольский степной флористический район, занимающий громадную площадь.

Ботаническое изучение Восточной Монголии всегда отставало от исследований многих других частей республики, поэтому Грубов и Юнатов располагали ограниченным флористическим материалом с этой территории, когда проводили районирование. Тем не менее намеченные ими границы ботанико-географических районов оказались достаточно естественными и признаются до сих пор (Грубов, 1982), хотя новые сведения ставят на повестку дня необходимость критической ревизии схемы флористического районирования и границ отдельных районов. Не в последнюю очередь это касается Восточно-Монгольского ботанико-географического района. Накоплен достаточно убедительный материал, заставляющий сомневаться в правомочности объединения в одном районе, с одной стороны, песков Молцог-элс и древних вулканов в сомоне Дариганга (в частности, Шилийн-Богдо-ула), с другой стороны, даурских степей на северо-востоке Восточного аймака. Требуется уточнения положение в системе ботанико-географического районирования долины р. Халхин-гол, относимой к Восточно-Монгольскому району (Грубов, Юнатов, 1952; Грубов, 1955, 1982). Как мы убедились на основании собственных наблюдений, во флоре долины Халхин-гола гораздо больше общего с Прихинганьем, чем со степными восточно-монгольскими сообществами.

После обнаружения первой полной сводки по флоре МНР (Грубов, 1955), в которой были обобщены гербарные материалы и литературные данные до середины нашего столетия, проведено довольно обстоятельное изучение растительного покрова ряда территорий Восточной Монголии, входящих в Восточно-Монгольский и Прихинганский флористические районы (по схеме Грубова и Юнатова, 1952). Особенно плодотворно потрудился здесь Б. Дашням (1965, 1974, 1976), выявивший более 30 видов сосудистых растений, новых для флоры МНР. Существенную добавку к списку флоры МНР за счет Прихинганья дали сборы флористического отряда Совместной советско-монгольской биологической экспедиции АН СССР и АН МНР (Грубов, 1974). 2 новых рода и 19 новых видов для флоры республики выявили в Прихинганье сотрудники ресурсо-ведческого отряда той же экспедиции (Журба, 1977; Санчир и др., 1977). Эти и другие (не упомянутые нами) находки отражены в «Определителе» Грубова (1982), вследствие чего видовой состав флоры восточных районов МНР заметно увеличился по сравнению с «Конспектом» (Грубов, 1955).

Как и следовало ожидать, и самая современная сводка по флоре МНР (Грубов, 1982) не исчерпала флористического разнообразия Восточной Монголии. Даже при непродолжительной экскурсии в долину Халхин-гола одного из авторов данной статьи удалось собрать два новых вида для флоры МНР: *Sagittaria trifolia* L. и *Amaranthus blitoides* S. Wats. (Губанов, 1982). Результатом специальной экспедиции того же сотрудника в Прихинганье в 1985 г., когда удалось посетить многие труднодоступные пункты в бассейне р. Нумэргийн-гола (левого притока р. Халхин-гол), в том числе гору Баян-Хэр-ула на крайнем восточном пределе МНР, явилось обнаружение представителей двух новых для флоры МНР родов — *Listera* R. Br. и *Paraizeris* Nakai и 9 видов — *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Potamogeton manshuriensis* A. Benn., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Listera savatieri* Maxim., *Berberis amurensis* Rupr., *Dracocephalum argunense* Fisch. ex Link, *Achyrophorus ciliatus* (Thunb.) Seh. Bip., *Paraizeris serotina* (Maxim.) Tzvel., *Taraxacum longicorne* Dahlst. (Губанов и др., 1986). Выявлено немало видов, ранее не приводившихся для Прихинганского и Восточно-Монгольского флористических районов (Губанов и др., 1987).

Учитывая недостаточную флористическую изученность востока МНР, авторы настоящей статьи в составе одного из отрядов Совместной советско-монгольской биологической экспедиции АН СССР и АН МНР (начальник отряда Р. В. Камелин) провели в июне—июле 1987 г. обследование флоры Прихинганья и долины Халхин-гола. Поскольку в низовьях Халхин-гола ботаники бывали, хотя и не часто (здесь, например, удалось поработать в 1980 и 1985 гг. И. А. Губанову), мы сосредоточили внимание на отрезке долины от пос. Сумбэр до предгорий Б. Хингана, попытались собрать в гербарий все, что здесь произрастает. Такую же цель мы преследовали и при флористическом изучении собственно Прихинганья — в бассейне р. Нумэргийн-гол провели массовую гербаризацию, в других местах (на горах Хан-Чанд-мань-ула, Зара-ула, Чандагат-ула, Баян-Хэр-ула и др.) сборы были скромнее, но внимание акцентировалось на видах, специфичных для Прихинганья.

В настоящем сообщении приводятся дополнения к флоре Монгольского Прихинганья и долины Халхин-гола (а также Восточно-Монгольского района за пределами Халхин-гола) по итогам полевых работ 1987 г. Места сбора образцов даны в самом кратком виде, но обязательно обозначены крупные районы: «П р и х.» — Прихинганье, «Х а л х.» — долина р. Халхин-гол (сборы осуществлены в основном на участке 10—40 км выше пос. Сумбэр), «В о с т.» — другие участки Восточной Монголии (они обычно уточнены). Для облегчения поисков документального гербарного материала, подтверждающего сообщаемые находки, который хранится в фондах Гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского университета (MW), Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) и Института ботаники АН МНР (UBA), обязательно указываем номера гербарных листов и дату сбора (число и месяц, без года, если сборы 1987 г.). Фамилии коллекторов опущены — все сборы осуществлены авторами данного сообщения.

Новинки флоры МНР, о которых впервые сообщается в данной работе, сопровождаются тремя знаками ++++. Перед названиями видов, выявленных в МНР после выхода в свет «Определителя» Грубова (1982), поставлены два знака ++, а после названия — ссылка на литературный источник, где сообщено об этом. Нами подтверждено произрастание ряда видов (отмеченных знаком +) в долине р. Халхин-гол, впервые собранных сотрудниками геоботанического отряда советско-монгольской экспедиции (Миркин и др., 1980), но отсутствующих в упомянутом «Определителе».

Polypodiaceae s. l. ++++ *Athyrium monomachi* (Kom.) Kom. (*A. filix-femina* (L.) Roth var. *monomachi* Kom.). П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 9947, 9957, 25 VII 1985.

++++ *A. sinense* Rupr. П р и х.: Чандагат-ула, № 9915, 9916, 22 VII 1985; Баян-Хэр-ула, № 9941, 25 VII 1985. Эти образцы ранее были нами приведены (Губанов и др., 1986) под ошибочным определением *A. distentifolium* Tausch ex Opiz, который, по-видимому, в Монголии не произрастает.

Cheilanthes argentea (S. G. Gmel.) G. Kuntze. П р и х.: Зара-ула, № 1140, 4 VII.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Х а л х.: № 1864, 19 VII.

++++ *Gymnocarpium × intermedium* Sarvela (*G. dryopteris* (L.) Newm. × *G. jessoense* (Koidz.) Koidz.). П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 895, 1 VII; Баян-Хэр-ула, № 1337, 9 VII.

Woodsia subcordata Turcz. П р и х.: левобережье Нумэргийн, № 533, 27 VI.

Equisetaceae. Equisetum fluviatile L. Х а л х.: № 192, 23 VI; № 304, 24 VI.

Typhaceae. Typha laxmannii Lerech. Х а л х.: среднее течение, № 1519, 14 VII; № 15556, 15 VII; ранее был собран в низовьях Халхин-гола (Губанов и др., 1987).

++++ *T. orientalis* C. Presl. Х а л х.: 27 км выше пос. Сумбэр, № 1554, 1555, 15 VII.

Sparganiaceae. Sparganium emersum Rehm. Х а л х.: № 429, 25 VI; № 1568, 1569, 1590, 15 VII.

S. stoloniferum Buch.-Ham. ex Graebn. Х а л х.: среднее течение, № 1843, 19 VII; ранее собирався в низовьях (Губанов и др., 1987).

Potamogetonaceae. ++ Potamogeton berchtoldii Fieb. (Камелин и др., 1985). Х а л х.: № 1566, 15 VII.

+++ *P. friesii* Rupr. П р и х.: левобережье Дэгэ-гол в 45 км на ЮВ от пос. Сумбэр, № 1687, 17 VII. Х а л х.: 27 км выше Сумбэра, № 1563, 15 VIII.

P. obtusifolius Mert. et Koch. П р и х.: Нумэргийн, № 1014, 3 VII.

P. pectinatus L. П р и х.: Нумэргийн, № 1013, 3 VII.

P. tenuifolius Raf. Х а л х.: № 424, 25 VI.

P. vaginatus Turcz. П р и х.: Нумэргийн, № 1152, 4 VII.

Juncaginaceae. Triglochin maritimum L. П р и х.: Дзаргын-гол, № 1487, 13 VII; Дэгэ-гол, № 1743, 17 VII.

Alismataceae. Alisma plantago-aquatica L. П р и х.: Нумэргийн, № 827, 30 VI.

Butomaceae. Butomus junceus Turcz. В о с т.: долина реки Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1925, 21 VII.

Poaceae. ++ Agrostis kudoii Honda (Губанов, 1982). П р и х.: Нумэргийн, № 567, 27 VI; Чандагат-ула, № 1191, 6 VII.

Alopecurus aequalis Sobol. : П р и х.: № 1151, 4 VII; № 1426, 12 VII; № 1793, 18 VII. Х а л х.: № 296, 24 VI; № 1589, 15 VII.

Bromopsis inermis (Leys.) Holub. Х а л х.: № 306, 24 VI.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. Х а л х.: № 1841, 19 VII.

Deschampsia sukaczewii (Popl.) Roshev. П р и х.: Нумэргийн, № 971, 1 VII.

Elymus brachypodioides (Nevski) Peschk. Х а л х.: № 1530, 15 VII.

E. dahuricus Turcz. ex Griseb. Х а л х.: № 1897, 19 VII.

Festuca lenensis Drob. П р и х.: междуречье Дэлгэр-гол и Нумэргийн, № 506, 26 VI; Дэгэ-гол, № 1643, 17 VII.

F. ovina L. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 938, 1 VII; Зара-ула, № 1077, 1090, 4 VII.

F. rubra L. Х а л х.: № 1840, 19 VII.

+++ *Glyceria spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1668, 17 VII; Х а л х.: № 1883, 19 VII.

Hierochloë glabra Trin. П р и х.: Нумэргийн, № 598, 27 VI; Чандагат-ула, № 1220, 8 VII. Х а л х.: № 366, 25 VI; № 1513, 14 VII.

Hordeum bogdanii Wilensky. Х а л х.: № 1880, 19 VII.

H. brevisubulatum (Trin.) Link. П р и х.: Нумэргийн, № 1020, 3 VII; Буянт-гол, № 1292, 8 VII; Дзаргин-гол, № 1445, 13 VII.

++ *Koeleria thonii* Domin. П р и х.: междуречье Дэлгэр-гол и Нумэргийн, № 494, 26 VI; Дзаргын-гол (Шинэ-гол), № 1456, 13 VII. Этот вид показан Н. Н. Цвелевым (1976) для Монголии, но без указания района и пункта сбора образцов.

+++ *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel. (*Agropyron ramosum* (Trin.) K. Richt., *Elymus ramosus* (Trin.) Filat.). П р и х.: Нумэргийн, № 594, 27 VI.

+++ *Phalaroides japonica* (Steud.) Czer. (*Ph. arundinacea* (L.) Rausch. subsp. *japonica* (Steud.) Tzvel.). Х а л х.: № 1588, 15 VII; № 1868, 19 VII.

Poa angustifolia L. Х а л х.: № 422, 25 VI. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 945, 1 VII.

P. argunensis Roshev. Х а л х.: № 374a, 25 VI.

P. dahurica Trin. (*P. attenuata* Trin. var. *dahurica* (Trin.) Griseb. Х а л х.: № 444, 26 VI. П р и х.: Зара-Ула, № 1088, 4 VII. Следует отметить, что эту разновидность мы собрали в Средней Халхе, на горе Заан-Ширэ в 80 км на ЮЮВ от г. Ундэрхана, № 69, 19 VI.

P. nemoralis L. П р и х.: Чандагат-ула, № 1174, 6 VII; Баян-Хэр-ула, № 1315, 9 VII.

P. palustris L. П р и х.: Нумэргийн, № 781, 29 VI; Зара-ула, № 1118, 4 VII.

+++ *P. sabulosa* (Roshev.) Roshev. (*P. pratensis* L. var. *sabulosa* Roshev.). П р и х.: Дэлгэр-гол, № 718, 28 VI; Нумэргийн, № 966, 1 VII; Дзаргын-гол (Шинэ-гол), № 1477, 13 VII.

+++ *P. sergievskajae* Probat. (*P. pratensis* L. subsp. *sergievskajae* (Probat.) Tzvel. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1388, 9 VII.

P. sibirica Roshev. П р и х.: Нумэргийн, № 963, 1 VII; Зара-ула, № 1119, 4 VII.

P. subfastigiata Trin. Х а л х.: № 198, 23 VI; № 367, 25 VI.

P. tianschanica (Regel) Hack. ex O. Fedtsch. Х а л х.: № 332, 25 VI. П р и х.: верховья р. Алтын-Булак, № 1778, 18 VII.

Puccinellia hauptiana V. Krecz. П р и х.: бассейн Дэлгэр-гол, № 643, 27 VI; верховье Алтын-Булак, № 1774, 18 VII. Х а л х.: № 316, 24 VI.

P. macranthera (V. Krecz.) Nordl. Х а л х.: № 329, 25 VI.

P. schischkinii Tzvel. П р и х.: Нумэргийн, № 836, 30 VI.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1316, 9 VII.

Cyperaceae. Blysmus rufus (Huds.) Link. П р и х.: Алтын-Булак, № 1770, 18 VII. Х а л х.: № 1885, 19 VII.

Carex arnelii Christ. П р и х.: Нумэргийн, № 535, 27 VI.

C. argunensis Turcz. ex Trev. П р и х.: Дзаргын-гол, № 1471, 13 VII.

C. delicata C. B. Clarke. Х а л х.: № 273, 24 VI.

C. hankokiana Maxim. П р и х.: Чандагат-ула, № 1177, 6 VII.

+++ *C. heterolepis* Bunge. П р и х.: Нумэргийн, близ горы Хан-Чандмань-ула, № 967, 1 VII.

C. loliacea L. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1314, 9 VII.

C. orbicularis Boott. П р и х.: Нумэргийн, № 1045, 3 VII.

C. rhynchophysa C. A. Mey. Х а л х.: № 215, 23 VI.

C. rostrata Stokes. П р и х.: Нумэргийн, № 770, 29 VI.

C. selengensis Ivanova. П р и х.: Дзаргын-гол, № 1479, 13 VI; Дэгэ-гол, № 1654, 17 VII.

+ *C. vesicata* Meinsh. Х а л х.: № 1584, 15 VII.

++ *Eriophorum komarovii* V. Vassil. (Камелин и др., 1988). П р и х.: Чандагат-ула, № 1270, 8 VII; Дэгэ-гол, № 1736, 17 VII.

E. russeolum Fries. П р и х.: Чандагат-ула, № 1271, 8 VII; Дэгэ-гол, № 1744, 17 VII.

Kobresia myosuroides (Vill.) Flori et Paol. (*K. bellardii* (All.) Degl.). П р и х.: Зара-ула, № 1116, 4 VII; Чандагат-ула, № 1413, 12 VII.

Scirpus hippolytii V. Krecz. П р и х.: Нумэргийн, № 828, 30 VII.

Araceae. Acorus calamus L. Х а л х.: среднее течение, № 433, 25 VI; ранее был собран в низовьях (Губанов, 1982).

Lemnaceae. Lemna minor L. Х а л х.: № 1882, 19 VII.

L. trisulca L. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1685, 17 VII. Х а л х.: № 431, 26 VI; № 1882а, 19 VII.

+++ *L. turionifera* Landolt. Х а л х.: 27 км выше пос. Сумбэр, № 1565, 1565а, 15 VII.

+++ *Spirodela polyrhiza* (L.) Scheid. П р и х.: левобережье Дэгэ-гол в 45 км на ЮВ от Сумбэра, № 1749, 17 VII.

Juncaceae. Juncus alpinoarticulatus Chaix subsp. *fischerianus* (Turcz. ex V. Krecz.) Hämet-Ahti (*J. alpinus* auct. non Vill.). П р и х.: верховья Алтын-Булака, № 1777, 18 VII.

++ *J. ambiguus* Guss. subsp. *turkestanicus* (V. Krecz. et Gontsch.) V. Novikov (Новиков, Губанов, 1987). П р и х.: Чандагат-ула, № 1175, 6 VII.

++++ *J. turczaninowii* (Buchenau) Freun. П р и х.: левобережье р. Дэгэ-гол в 45 км на ЮВ от пос. Сумбэр, № 1739, 1739а, 17 VII. Этот вид мы собрали и в Монгольской Даурии: гора Олон-обо в верховьях р. Дучин-гол, № 2160, 26 VII; левобережье р. Улдзи, долина Сумтын-Цаган-Нурын-Холой, № 2237, 2237а, 27 VII.

Luzula pallescens Sw. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1312, 9 VII; Чандагат-ула, № 1431, 12 VII; Дэгэ-гол, № 1670, 1670а, 17 VII; верховья р. Алтын-Булак, № 1769, 1769а, 18 VII.

Liliaceae s. l. *Allium maximowiczii* Regel. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1664, 17 VII.

A. nerinifolium (Herb.) Baker. Х а л х.: № 1497, 14 VII.

A. splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil. Х а л х.: № 1807, 19 VII.

A. tenuissimum L. П р и х.: Нумэргийн, № 822, 30 VI; № 1068, 3 VII; Чандагат-ула, № 1170, 6 VII.

Gagea pauciflora Turcz. ex Ledeb. П р и х.: Нумэргийн, № 1066, 3 VII.

Hemerocallis minor Mill. Х а л х.: № 274, 24 VI.

Paris quadrifolia L. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1382, 9 VII.

Polygonatum sibiricum Delar. П р и х.: Нумэргийн, № 548, 27 VI; № 681, 28 VI; Дэлгэр-гол, № 630, 27 VI. Х а л х.: № 315, 24 VI. В о с т.: мелко-сопочник Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. станции Хавирга, № 1965, 22 VII. До сих пор этот вид в Восточной Монголии был известен лишь из Дариганги (Грубов, 1982).

Veratrum lobelianum Bernh. Х а л х.: № 248, 24 VI; № 438, 26 VI.

Orchidaceae. *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. П р и х.: Чандагат-ула, № 1195, 6 VII.

Cypripedium macranthum Sw. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 903, 1 VII.

+++ *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó. П р и х.: долина р. Нумэргийн-гол в 3—5 км ниже заставы Нумэргийн, № 1038, 3 VII.

Hermium monorchis (L.) R. Br. П р и х.: Дзаргын-гол, № 1483, 13 VII; Дэгэ-гол, № 1655, 17 VII; верховья Алтын-Булак, № 1784, 18 VII.

Perularia fuscescens (L.) Lindl. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1360, 9 VII.

Salicaceae. *Salix abscondita* Laksch. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 869, 900, 1 VII; Чандагат-ула, № 1179, 6 VII.

S. bebbiana Sarg., недавно обнаруженная в Прихинганье (Губанов и др., 1987), как оказалось, распространена здесь широко: № 580, 653, 655, 690, 691, 789, 926, 1328, 1384, 1726, 27 VI—17 VII.

S. brachypoda (Trautv. et Mey.) Kom. П р и х.: Нумэргийн, № 846, 30 VI; Зара-ула, № 1102, 1113, 4 VII; Чандагат-ула, № 1245, 8 VII (см. также Губанов и др., 1987). Х а л х.: № 375а, 25 VI.

S. kochiana Trautv. П р и х.: Чандагат-ула, № 1245а, 8 VII; Дэгэ-гол, № 1651, 1755, 17 VII.

S. microstachya Turcz. ex Trautv. Х а л х.: № 242, 23 VI.

+++ *S. nipponica* Franch. et Savat. Х а л х.: 20 км выше пос. Сумбэр, № 317, 24 VI.

S. pseudopentandra (B. Floder) B. Floder. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 635, 636, 652, 27 VI; № 1650, 1692, 1709, 17 VII. Х а л х.: низовья Алтын-Булак, № 454—456, 26 VI.

S. rhamnifolia Pall. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1704, 1753, 17 VII.

S. rorida Laksch. П р и х.: Нумэргийн, № 781, 30 VI; № 1149, 4 VII. Х а л х.: № 1510, 14 VII.

S. schwerinii E. Wolf. Х а л х.: № 246а, 23 VI; № 338—339, 25 VI; № 1548, 15 VII.

+++ *S. udensis* Trautv. et Mey. Х а л х.: 20 км выше пос. Сумбэр, № 337, 25 VI.

Ulmaceae. Ulmus pumila L. П р и х.: Нумэргийн, № 1155, 5 VII.

Cannabaceae. Cannabis ruderalis Janisch. П р и х.: Нумэргийн, № 675, 28 VI; № 10186, 18 VII 1985.

Urticaceae. Urtica cannabina L. П р и х.: Нумэргийн, № 1050, 3 VII.

Polygonaceae. Polygonum alopecuroides Turcz. ex Meissn. Х а л х.: № 1832, 19 VII.

P. convolvulus L. Х а л х.: № 1578, 15 VII; № 9572, 16 VII 1985.

P. viviparum L. П р и х.: Нумэргийн, № 805, 30 VI; № 1024, 3 VII; Хан-Чандмань-ула, № 870, 1 VII; Чандагат-ула, № 1396, 10 VII.

Rumex acetosa L. П р и х.: Нумэргийн, № 741, 29 VI; Чандагат-ула, № 1430, 12 VII; Дэгэ-гол, № 1631, 17 VII.

R. gmelinii Turcz. Х а л х.: № 1896, 19 VII.

R. maritimus L. П р и х.: верховье Алтын-Булак, № 1773, 18 VII. Х а л х.: № 1495, 14 VII.

R. thyrsiflorus Fingerh. П р и х.: Нумэргийн, № 579, 27 VI; № 783, 30 VI. Х а л х.: № 221, 23 VI; № 398, 25 VI; № 1617, 15 VII.

Chenopodiaceae. Chenopodium acuminatum Willd. П р и х.: Нумэргийн, № 674, 28 VI; № 1074, 3 VII.

Ch. ficifolium Smith. Х а л х.: № 1894, 19 VII.

Ch. hybridum L. П р и х.: Нумэргийн, № 756, 29 VI.

Caryophyllaceae. Arenaria capillaris Poir. П р и х.: Нумэргийн, № 600, 27 VI; № 860, 30 VI.

Cerastium arvense L. Х а л х.: № 1549, 15 VII; № 1851, 19 VII. В о с т.: гора Шилийн-Богдо-ула в сомоне Дариганга, № 9791, 10179, 12 VII 1985.

C. vulgatum L. П р и х.: Чандагат-ула, № 9913, 10180, 22 VII 1985.

Lychnis sibirica L. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 651, 27 VI.

Melandrium brachypetalum (Hornem.) Fenzl. Х а л х.: № 1814, 19 VII.

+++ *Minuartia laricina* (L.) Mattf. П р и х.: Зара-ула, № 1091, 4 VII; Хан-Чандмань-ула, № 951, 1 VII.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. Х а л х.: № 264, 24 VI. В о с т.: гора Шилийн-Богдо-ула в сомоне Дариганга, № 9820, 10 VII 1985; № 9820а, 12 VII 1985.

Stellaria graminea L. П р и х.: Нумэргийн, № 712а, 28 VI; № 9866, 17 VII 1985; Буянт-гол, № 1290, 8 VII; Баян-Хэр-ула, № 1389, 9 VII; Чандагат-ула, № 1427, 12 VII. Х а л х.: № 237, 23 VI.

S. radians L. Х а л х.: № 1820, 19 VII; № 432, 25 VI.

Ranunculaceae. Anemone dichotoma L. Х а л х.: № 236, 26 VI.

A. sylvestris L. Х а л х.: № 266, 24 VI; № 1845, 19 VII.

Caltha membranacea (Turcz.) Schipcz. Х а л х.: № 361, 25 VI; № 457, 26 VI.

Clematis brevicaudata DC. Х а л х.: № 1900, 19 VII.

Halerpestes salsuginosa (Pall. ex Georgi) Greene. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1740, 17 VII.

H. sarmentosa (Adams) Kom. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1725, 17 VII.

Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 151, 22 VI.

Pulsatilla bungeana C. A. Mey. s. str. П р и х.: Нумэргийн, № 1160, 5 VII.

P. turczaninowii Kryl. et Serg. Х а л х.: № 228, 23 VI.

Ranunculus gmelinii DC. Х а л х.: № 260, 24 VI; № 427, 25 VI; № 1515, 14 VII.

R. monophyllus Ovcz. П р и х.: Зара-ула, № 1125, 4 VII.

R. radicans C. A. Mey. П р и х.: Чандагат-ула, № 1229, 8 VII.

+ *R. repens* L. Х а л х.: № 312, 24 VI; № 329, 25 VI.

R. sceleratus L. П р и х.: Нумэргийн-гол, № 826, 30 VI; № 1015, 3 VII; Чандагат-ула, № 1228, 8 VII; № 9805, 23 VII 1985. Х а л х.: № 313, 24 VI; № 321, 25 VI. В о с т.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1909, 22 VII.

Thalictrum contortum L. Х а л х.: № 429, 26 VI.

+ *T. simplex* L. Х а л х.: № 416, 25 VI.

Menispermaceae. Menispermum dauricum DC. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 919, 1 VII.

Papaveraceae. Chelidonium majus L. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 147, 22 VI.

Brassicaceae. Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 491, 26 VI; Дэгэ-гол, № 1759, 17 VII. Х а л х.: № 292, 24 VI.

Arabis hirsuta (L.) Scop. П р и х.: Нумэргийн, № 621, 27 VI; Чандагат-ула, № 1181, 6 VII; № 1238, 8 VII; № 9850, 23 VII 1985; Зара-ула, № 1098, 4 VII.

A. pendula L. П р и х.: Чандагат-ула, № 1438, 13 VII; № 9809, 23 VII 1985.

++ *Barbarea orthoceras* Ledeb. (Камелин и др., 1988). П р и х.: Нумэргийн, № 705, 28 VI. Х а л х.: № 1587, 15 VII.

Cardamine pratensis L. П р и х.: Нумэргийн, № 959, 1 VII.

+++ *C. prorepens* Fisch. П р и х.: пойма Нумэргийн, близ горы Хан-Чандмань-ула, № 960, 1 VII; Баян-Хэр-ула, № 1349, 9 VII.

Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 657, 27 VI; Дэгэ-гол, № 1706, 17 VII.

Draba nemorosa L. П р и х.: Нумэргийн, № 560, 27 VI; Дэлгэр-гол, № 648, 27 VI; Зара-ула, № 1095, 4 VII. Х а л х.: № 239, 23 VI.

Erysimum cheiranthoides L. Х а л х.: № 1592, 15 VII.

E. flavum (Georgi) Bobr. П р и х.: Нумэргийн, № 747, 29 VI; № 1073, 3 VII; верховья Алтын-Булак, № 1763, 18 VII. Х а л х.: № 257, 24 VI; № 1596, 15 VII.

Isatis oblongata DC. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 177, 22 VI.

Lepidium densiflorum Schrad. П р и х.: Чандагат-ула, № 1439, 13 VII; верховья Дзаргын-гол, № 1446, 13 VII.

++ *Ptilotrichum dahuricum* Peschk. (Камелин и др., 1988). П р и х.: Нумэргийн, № 1062, 3 VII; № 10153, 18 VII 1985; Чандагат-ула, № 1243, 8 VII; Дэгэ-гол, № 1756, 17 VII. Х а л х.: № 1857, 19 VII. В о с т.: мелкосопочник Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1971, 22 VII; 75 км на ЮВ от г. Чойбалсан, № 9216, 6 VII 1985.

Rorippa palustris (L.) Bess. Х а л х.: № 311, 24 VI. В о с т.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1918, 21 VII.

Stevenia cheiranthoides DC. П р и х.: Нумэргийн, № 748, 29 VI; № 854, 30 VI; № 1065, 3 VII; Зара-ула, № 1079, 4 VII; Дэгэ-гол, № 1633, 17 VII.

Crassulaceae. Rhodiola rosea L. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1347, 9 VII.

Grossulariaceae. Ribes pulchellum Turcz. Х а л х.: № 226, 26 VI.

R. rubrum L. Х а л х.: № 341, 25 VI; № 1504, 14 VII; № 1574, 15 VII.

Rosaceae. + Argimonia pilosa Ledeb. Х а л х.: № 1576, 15 VII.

Chamaerhodos erecta (L.) Bunge. Х а л х.: № 1858, 19 VII.

Ch. grandiflora (Pall. ex Schult.) Bunge. Х а л х.: Зуун-Хан-ула, № 1605, 15 VII.

Ch. trifida Ledeb. П р и х.: гора Хаверла-ула, № 10088, 19 VII 1985.

Cotoneaster mongolica Rojark. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 513, 26 VI; Хан-Чандмань-ула, № 955, 1 VII; Нумэргийн, № 570, 27 VI; № 1051, 3 VII.

Filipendula angustiloba (Turcz.) Maxim. Х а л х.: № 343, 345, 25 VI; № 437, 26 VI; № 1539, 15 VII.

+ *F. palmata* (Pall.) Maxim. П р и х.: Нумэргийн, № 1163, 5 VII; Баян-

Хэр-ула, № 1329, 9 VII; Чандагат-ула, № 10089, 22 VII 1985. Х а л х.: № 434, 26 VI.

+ *Geum aleppicum* Jacq. В о с т.: гора Шилийн-Богдо-ула в сомоне Дариганга, № 9815, 12 VII 1985. Х а л х.: № 1886, 19 VII.

Potentilla acaulis L. П р и х.: Нумэргийн, № 1158, 5 VII.

P. anserina L. Х а л х.: № 392, 25 VI.

P. leucophylla Pall. Х а л х.: Зуун-Хан-ула, № 1605а, 15 VII.

P. semiglabra Juz. Х а л х.: среднее течение, № 251, 24 VI; № 381, 25 VI; раньше была собрана в низовьях (Губанов и др., 1987).

P. sericea L. В о с т.: мелкосопочник Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1960, 22 VII.

++ *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda (Камелин и др., 1988). Х а л х.: 20 км выше пос. Сумбэр, № 346, 25 VI; в устье Алтын-Булак, № 1816, 19 VII.

Sorbus sibirica Hedl. П р и х.: Чандагат-ула, № 1203, 6 VII; Хан-Чандмань-ула, № 923, 1 VII; Баян-Хэр-ула, № 9771, 25 VII 1985.

Spiraea flexuosa Fisch. В о с т.: гора Шилийн-Богдо-ула в сомоне Дариганга, № 9822, 12 VII 1985.

S. salicifolia L. Х а л х.: № 210, 23 VI.

Fabaceae. +++ *Astragalus hsinbasicus* P. Y. Fu et Y. A. Chen. В о с т.: Матад сомон, долина Цагдан-Тэмэтийн-Гобь, № 139, 21 VI.

A. miniatus Bunge. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 157, 22 VI.

A. uliginosus L. Х а л х.: № 196, 23 VI; № 285, 24 VI; № 414, 25 VI.

Caragana microphylla (Pall.) Lam. Х а л х.: № 382, 25 VI.

+++ *Gueldenstaedtia stenophylla* Bunge. П р и х.: левобережье Дэгэ-гол в 45 км на ЮВ от пос. Сумбэр, № 1702, 17 VII.

G. verna (Georgi) Boriss. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 163, 22 VI.

Hedysarum dahuricum Turcz. В о с т.: высота Баян-Хан-ула чуть южнее оз. Барун-Торей, № 2022, 23 VII.

Lathyrus humilis (Ser.) Spreng. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 891, 905, 1 VII; Чандагат-ула, № 1200, 6 VII.

L. pilosus Cham. (*L. palustris* L. р. р.). Х а л х.: № 262, 288, 24 VI; № 356, 25 VI.

Medicago lupulina L. Х а л х.: № 1557, 15 VII. В о с т.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1557, 21 VII.

+++ *Oxytropis bicolor* Bunge. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 145, 22 VI.

O. filiformis DC. П р и х.: Нумэргийн, № 752, 29 VI; Буянт-гол, № 1286, 8 VII.

+++ *O. hailarensis* Kitag. П р и х.: песчаная степь в междуречье Дэлгэр-гол и Нумэргийн, № 469, 471, 26 VI; долина Нумэргийн, близ заставы Нумэргийн, № 745, 29 VI; пески восточнее горы Эмганти, № 1451, 1454, 13 VII; левобережье Дэгэ-гол в 45 км на ЮВ от пос. Сумбэр, № 1758, 17 VII; верховья Алтын-Булак, № 1788, 18 VII. Х а л х.: 20—40 км выше пос. Сумбэр, № 227, 369, 370, 403, 23—25 VI. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 172, 22 VI; 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1934, 21 VII.

O. komarovii Vass. Х а л х.: Зуун-Хан-ула, № 1600, 15 VII.

O. leptophylla (Pall.) DC. П р и х.: Нумэргийн, № 623, 27 VI; № 746, 29 VI; № 824, 30 VI; Буянт-гол, № 1307, 8 VII.

Geraniaceae. *Erodium stephanianum* Willd. П р и х.: Нумэргийн, № 685, 28 VI; № 1075, 3 VII.

Geranium eriostemon Fisch. П р и х.: Нумэргийн, № 9874, 17 VII 1985; Хан-Чандмань-ула, № 877, 1 VII; Чандагат-ула, № 1176, 6 VII; № 9927, 23 VII 1985; Баян-Хэр-ула, № 1358, 9 VII.

G. sibiricum L. П р и х.: Нумэргийн, № 721, 28 VI; № 1016, 3 VII; № 9909, 18 VII 1985; Чандагат-ула, № 1239, 8 VII. Х а л х.: № 1585,

15 VII; № 1854, 19 VII. В о с т.: Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1973, 22 VII.

G. transbaicalicum Serg. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 658, 27 VI; Нумэргийн, № 785, 29 VI; Дэгэ-гол, № 1730, 17 VII. Х а л х.: № 324, 25 VI.

Callitrichaceae. Callitriche palustris L. П р и х.: Нумэргийн, № 1000, 1007а, 3 VII. Х а л х.: № 425, 25 VI; № 1556, 15 VII.

Celastraceae. Euonymus maackii Rupr. Х а л х.: № 1899, 19 VII.

Rhamnaceae. Rhamnus ussuriensis J. Vass. Х а л х.: № 246, 26 VI; № 1867, 19 VII.

Violaceae. Viola patrinii Ging. П р и х.: Нумэргийн, у горы Хан-Чандмань-ула, № 1148, 4 VII.

Thymelaeaceae. Diarthron linifolium Turcz. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 633, 27 VI.

Stellera chamaejasme L. Х а л х.: № 271, 24 VI.

Hippuridaceae. Hippuris vulgaris L. П р и х.: Нумэргийн, № 833—834, 30 VI; верховья Алтын-Булак, № 1795, 18 VII.

Apiaceae. Aegopodium alpestre Ledeb. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 896, 1 VII; Баян-Хэр-ула, № 9943, 25 VII 1985.

Angelica czernaevia (Fisch. et Mey.) Kitag. Х а л х.: 20 км выше пос. Сум-бэр, № 320, 25 VI.

Carum carvi L. П р и х.: долина Нумэргийн, у горы Хан-Чандмань-ула, № 974, 1 VII.

Cicuta virosa L. П р и х.: Чандагат-ула, № 1234, 8 VII; Баян-Хэр-ула, № 1345, 9 VII; Дэгэ-гол, № 1721, 17 VII; верховья Алтын-Булак, № 1787, 18 VII; Голдастайн-гол, № 9670, 26 VII 1985.

Heracleum dissectum Ledeb. П р и х.: Нумэргийн, № 666, 28 VI. В о с т.: гора Шилийн-Богдо-ула в сомоне Дариганга, № 9803, 12 VII 1985.

Peucedanum terebintaceum Fisch. Х а л х.: в устье, № 5745, 11 IX 1980.

Pimpinella thellungiana Wolff. Х а л х.: № 404, 25 VI; № 1540, 15 VII.

Sphallerocarpus gracilis (Bess. ex Trev.) K.-Pol. Х а л х.: № 1875, 19 VII.

Cornaceae. + Swida alba (L.) Opiz (*Cornus alba* L.). Х а л х.: № 205, 23 VI.

Primulaceae. Glaux maritima L. П р и х.: Дэгэ-гол, № 1741, 17 VII.

+ *Lysimachia davurica* Ledeb. Х а л х.: № 1502, 14 VII; № 1812, 19 VII.

+++ *Primula maximoviczii* Regel. П р и х.: Баян-Хэр-ула, № 1392, 9 VII.

P. serrata Georgi. Х а л х.: № 272, 24 VI.

Gentianaceae. Anagallidium dichotomum (L.) Griseb. Х а л х.: № 295, 24 VI; № 1535, 15 VII.

Menyanthaceae. Nymphoides peltatum (S. G. Gmel.) O. Kuntze. Х а л х.: № 1580, 15 VII; № 9966, 29 VII 1985.

Asclepiadaceae. Cynoctonum purpureum (Pall.) Pobed. П р и х.: Нумэргийн, № 907, 2 VII.

Boraginaceae. Amblynotus rupestris (Pall.) M. Pop. ex Serg. Х а л х.: № 452, 26 VI.

Cynoglossum divaricatum Steph. В о с т.: пос. Эрэн-Цав (Чулут-Хорот), № 2009, 22 VII.

Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz. Х а л х.: № 1871, 19 VII.

Lappula myosotis Moench. Х а л х.: № 1524, 14 VII; № 1870, 19 VII.

++ *Myosotis baltica* Samuels. ex Lindm. (Губанов, Ганболд, 1983). П р и х.: Чандагат-ула, № 1264а, 8 VII; Дэгэ-гол, № 1738, 17 VII.

M. suaveolens Waldst. et Kit. П р и х.: Дэлгэр-гол, № 511, 26 VI; № 660, 27 VI; Нумэргийн, № 519, 27 VI; № 679, 28 VI; Зара-ула, № 1115, 4 VII; Буянт-гол, № 1299, 8 VII. Х а л х.: № 207, 23 VI.

Nonea pulla (L.) DC. В о с т.: между ж.-д. [ст. Сурж-Эндерийн-Туурь оз. Хух-нур, № 1987, 22 VII.

- Lamiaceae. Lamium album* L. Халх.: № 238, 23 VI; № 318, 24 VI.
Scutellaria galericulata L. Халх.: № 1531, 15 VII. Вост.: на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1972, 22 VII.
Stachys riederi Cham. ex Benth. Вост.: 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1915, 21 VII.
Solanaceae. Solanum depilatum Kitag. Халх.: среднее течение, № 1872, 19 VII; раньше был собран в низовьях (Губанов и др., 1987).
Scrophulariaceae. Castilleja pallida (L.) Spreng. Прих.: восточнее горы Эмганти, № 1485, 13 VII; Дэгэ-гол, № 1656, 17 VII.
Euphrasia maximowiczii Wettst. Вост.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1920, 21 VII.
E. pectinata Ten. (*E. tatarica* Fisch. ex Spreng.). Прих.: восточнее горы Эмганти, № 1482, 13 VII.
E. syreitschikovii Govor. Прих.: Дэгэ-гол, № 1649, 17 VII.
Limosella aquatica L. Халх.: № 301, 24 VI; № 1518, 14 VII.
++ *Linaria melampyroides* Kuprian. (Губанов и др., 1986). Халх.: № 1850, 19 VII.
Pedicularis karoii Freyn. Халх.: № 413, 25 VI.
P. resupinata L. Халх.: № 418, 25 VI; № 1523, 14 VII.
P. rubens Steph. Прих.: Нумэргийн, № 782а, 30 VI; Хан-Чандмань-ула, № 936, 1 VII.
P. sceptrum-carolinum L. Прих.: Дэгэ-гол, № 1682, 17 VII.
P. venusta (Bunge) Bunge. Вост.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1911, 21 VII.
P. verticillata L. Прих.: Дэгэ-гол, № 1707, 17 VII. Халх.: № 281, 24 VI; № 386, 25 VI.
Veronica anagallis-aquatica L. Халх.: № 1514, 14 VII.
V. dahurica Stev. Халх.: № 1855, 19 VII. Вост.: мелкосопочник Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1976, 22 VII.
+ *V. longifolia* L. Халх.: № 1887, 19 VII.
Orobanchaceae. Orobanche coerulescens Steph. Халх.: Зуун-Хан-ула, № 1597, 1628, 15 VII. Вост.: Дариганга, № 10189, 9 VII 1985.
O. korshinskyi Novopokr. Прих.: Дэгэ-гол, № 1684, 17 VII. Халх.: № 1543, 15 VII; № 1852, 19 VII.
Lentibulariaceae. + Utricularia vulgaris L. Халх.: № 430, 26 VI; № 1564, 15 VII.
Rubiaceae. + Galium boreale L. Халх.: № 194, 23 VI; № 307, 24 VI.
Caprifoliaceae. Sambucus manshurica Kitag. Вост.: мелкосопочник Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1958, 22 VII.
Valerianaceae. Patrinia sibirica (L.) Juss. Прих.: Чандагат-ула, № 1169, 6 VII; № 1398, 12 VII.
Campanulaceae. ++ Adenophora coronopifolia Fisch. (Губанов и др., 1986). Прих.: Баян-Хэр-ула, № 9669, 9796, 25 VII 1985.
A. pereskiiifolia (Fisch.) G. Don. Халх.: № 406, 25 VI.
Asteraceae. Achillea acuminata (Ledeb.) Sch. Bip. Халх.: № 1551, 15 VII; № 1810, 19 VII.
A. alpina L. Халх.: № 420, 25 VI.
++ *Artemisia capillaris* Thunb. (Камелин и др., 1988). Прих.: Зара-ула, № 1144, 4 VII. Халх.: Зуун-Хан-ула, № 1611, 15 VII.
A. desertorum Spreng. Прих.: Нумэргийн, № 737, 29 VI; № 795, 802, 30 VI; подножье Унагадийн-ула, № 1442, 13 VII; Дэгэ-гол, № 1727, 17 VII.
+++ *A. frigidioides* H. C. Fu et Z. V. Zhu. Прих.: междуречье Дэлгэр-гол и Нумэргийн, № 504, 26 VI; № 624, 27 VI; долина Нумэргийн, № 599, 27 VI; № 819, 30 VI. Халх.: 20 км выше пос. Сумбэр, № 387, 25 VI;

низовья Алтын-Булак, № 459, 26 VI; Зуун-Хан-ула, № 1610, 15 VII. В о с т.: 45 км на ЮЗ от пос. Сумбэр, № 189, 23 VI.

A. gmelinii Web. ex Stechm. П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 919, 1 VII; Зара-ула, № 1085, 4 VII; Баян-Хэр-ула, № 1339, 9 VII.

++ *A. intramongolica* Н. С. Fu (Дариймаа и др., 1987). П р и х.: между-речье Дэлгэр-гол и Нумэргийн, № 509, 26 VI; восточнее горы Эмгант, № 1457, 13 VII; левобережье Дэгэ-гол, № 1663, 17 VII. Х а л х.: № 250, 24 VI; № 362, 376, 25 VI; Зуун-Хан-ула, № 1627, 15 VII.

++ *A. mandshurica* (Kom.) Kom. (Дариймаа и др., 1987). Прих.: долина Нумэргийн, № 806, 30 VI; Хан-Чандмань-ула, № 934, 1 VII; Зара-ула, № 1109, 4 VII; Чандагат-ула, № 1279, 1281, 8 VII; № 1418, 12 VII.

A. messerschmidtiana Bess. В о с т.: Булшит-Ундер на СВ от ж.-д. ст. Хавирга, № 1943, 22 VII.

++ *A. oxycephala* Kitag. (Дариймаа и др., 1987). В о с т.: 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1921, 1924, 21 VII; между ж.-д. ст. Сурж-Эндерийн-Туурь и оз. Хух-нур, № 1989, 22 VII.

A. rubripes Nakai. Х а л х.: № 1833, 19 VII. В о с т.: 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1930, 21 VII.

A. selengensis Turcz. ex Bess. П р и х.: долина Нумэргийн, № 1153, 4 VII; Буянт-гол, № 1295, 8 VII. Х а л х.: № 201, 23 VI; № 383, 25 VI; № 1844, 19 VII.

++ *A. subulata* Nakai (Дариймаа и др., 1987). П р и х.: Хан-Чандмань-ула, № 935, 1 VII; Зара-ула, № 1111, 4 VII; Чандагат-ула, № 1274, 8 VII.

A. sylvatica Maxim. Х а л х.: № 1815, 19 VII.

A. umbrosa (Bess.) Pamp. Х а л х.: № 200, 23 VI; № 380, 25 VI; № 1537, 15 VII; № 1828, 19 VII. В о с т.: западное побережье оз. Хух-нур, № 2004, 22 VII.

A. xanthochroa Krasch. Х а л х.: № 328, 25 VI; № 1544, 1626, 15 VII.

Aster alpinus L. П р и х.: Хан-Чандагат-ула, № 876, 1 VII; Зара-ула, № 1083, 4 VII; Чандагат-ула, № 1393, 12 VII.

Cacalia hastata L. Х а л х.: № 435, 26 VI.

Cirsium vlassovianum Fisch. Х а л х.: № 270, 24 VI.

Crepis crocea (Lam.) Babс. В о с т.: 25 км на В от пос. Матад, № 169, 22 VI.

Erigeron acris L. (*E. acer* L.). П р и х.: Дэгэ-гол, № 1632, 17 VII. Х а л х.: № 1856, 19 VII.

Filifolium sibiricum (L.) Kitag. Х а л х.: № 450, 26 VI.

Gnaphalium baicalense Kirp. Х а л х.: 27 км выше пос. Сумбэр, № 1595, 15 VII.

Inula britannica L. Х а л х.: № 1586, 15 VII.

Leibnitzia anandria (L.) Turcz. П р и х.: Нумэргийн, № 740, 29 VI; Хан-Чандмань-ула, № 930, 1 VII.

Leontopodium leontopodioides (Willd.) Beauv. Х а л х.: № 216, 23 VI; № 445, 26 VI; № 1598, 15 VII.

++ *Paraixeris serotina* (Maxim.) Tzvel. (Губанов и др., 1986). П р и х.: долина Нумэргийн, № 858, 30 VI; № 1019, 3 VII.

Rhaponticum uniflorum (L.) DC. Х а л х.: № 446, 26 VI.

Scorzonera radiata Fisch. Х а л х.: № 377, 388, 25 VI.

Senecio arcticus Rupr. П р и х.: верховья Алтын-Булак, № 1766, 18 VII. В о с т.: долина р. Керулен в 60 км на С от г. Чойбалсан, № 1914, 21 VII.

S. campester (Retz.) DC. Х а л х.: № 245, 23 VI.

Serratula coronata L. Х а л х.: № 402, 25 VI.

++ *Sonchus uliginosus* Bieb. (Губанов и др., 1986). П р и х.: Нумэргийн, № 9647, 20 VII 1985.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. П р и х.: Нумэргийн, № 1039, 3 VII;

Чандагат-ула, № 1210, 6 VII; Дэгэ-гол, № 1724, 17 VII. Халх.: № 352, 399, 405, 419, 25 VI.

T. commixtiforme Soest. Вост.: 25 км на В от пос. Матад, № 416, 22 VI.
++ *T. longicorne* Dahlst. (Губанов и др., 1986). Прих.: Нумэргийн, № 677, 28 VI.

+ *T. sinicum* Kitag. Халх.: № 1848, 1884, 19 VII. Вост.: западное побережье оз. Хух-нур, № 2000, 22 VII.

Выражаем благодарность за помощь в определении растений и за содействие нашим работам Л. В. Аверьянову, А. Е. Бородиной, В. И. Грубову, Т. В. Егоровой, Л. И. Иваниной, М. С. Игнатову, А. Е. Кожевникову, Ю. П. Кожевникову, В. С. Новикову, А. К. Скворцову, Н. Улзийхутагу, Н. Н. Цвелеву.

ЛИТЕРАТУРА

- Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1955. 308 с. — Грубов В. И. Новое дополнение к списку флоры МНР // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 11. С. 1641—1643. — Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — Грубов В. И., Юнатов А. А. Основные особенности флоры МНР в связи с ее районированием // Бот. журн. 1952. Т. 37, № 1. С. 45—64. — Губанов И. А. Заметки о редких растениях Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 1. С. 122—129. — Губанов И. А., Ганболд Э. Сосудистые растения // Флора Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 102—163. — Губанов И. А., Камелин Р. В., Дариймаа Ш. Новые дополнения к флоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 6. С. 88—98. — Губанов И. А., Камелин Р. В., Дариймаа Ш. Новые местонахождения редких растений Монголии // Там же, 1987. Т. 92, вып. 1. С. 114—128. — Дариймаа Ш., Филатова Н. С., Камелин Р. В. Новые находки полыни для флоры МНР // Изв. АН МНР. 1987. № 3. С. 85—88 (на монгол. яз.). — Дашням Б. О дополнениях к флоре Восточной Монголии // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 11. С. 1638—1642. — Дашням Б. Флора и растительность степей Восточной Монголии. Улан-Батор, 1974. 148 с. (на монгол. яз.). — Дашням Б. Степная флора Восточной Монголии и некоторые вопросы ботанико-географического районирования // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. 1976. № 1. С. 142—155. — Журба О. В. Дополнение к списку флоры МНР // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 245—248. — Камелин Р. В., Губанов И. А., Дариймаа Ш. Дополнение к флоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 5. С. 112—118. — Камелин Р. В., Губанов И. А., Дариймаа Ш. и др. Новинки флоры Монгольской Даурии // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1483—1488. — Миркин Б. М., Мухаметишина В. С., Манибазар Н. Флористические находки в поймах рек МНР // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 11. С. 1643—1652. — Новиков В. С., Губанов И. А. Род *Lupinus* L. (*Lupaseae*) в МНР // Новости сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 56—72. — Санчир Ч., Чойжилсурэн Я., Зайко Л. Н., Журба О. В. Некоторые новые находки для флоры Монголии // Изв. АН МНР. 1977. № 1. С. 88—90 (на монгол. яз.). — Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Московский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР.

Получено 24 III 1988.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582(571.6)

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ
СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА ИЗ СЕМЕЙСТВ
ACTINIDIACEAE, ARISTOLOCHIACEAE, FABACEAE,
*RANUNCULACEAE, SAXIFRAGACEAE*A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME
NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE FLORA OF THE SOVIET FAR EAST FROM THE FAMILIES
*ACTINIDIACEAE, ARISTOLOCHIACEAE, FABACEAE, RANUNCULACEAE, SAXIFRAGACEAE**Actinidiaceae*

**Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., $2n \geq 110$.¹ Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1986 г., № 6715, Пробатова, Рудыка (VLA).²

Aristolochiaceae

**Aristolochia manchuriensis* Kom., $2n=28$. Приморский край, Надеждинский р-н, верховья р. Малой Ананьевки (бывш. Эльдуги), 1986 г., № 6701, Коркишко.

Fabaceae

Amorpha fruticosa L., $2n=40$. Приморский край, г. Владивосток, Академгородок, 1985 г., № 6602, Пробатова.

Astragalus frigidus (L.) A. Gray,³ $2n=16$. Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Ачай-Ваям, долина р. Апуки, 1965 г., № 81, Соколовская (ЛЕСВ, VLA). $2n=32$.* Камчатка, Елизовский р-н, окр. пос. Начики, 1959 г., № 121, Соколовская (ЛЕСВ).

A. sealei Lerage, $2n=16$. Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, долина р. Авья-Ваям, 1965 г., № 67, Соколовская (ЛЕСВ).⁴

Glycine soja Siebold et Zucc., $2n=40$.* Приморский край, окр. г. Владивостока, в районе 28-го км, 1984 г., № 6514, Павлова.

**Hedysarum austrokurilense* (N. S. Pavlova) N. S. Pavlova, $2n=14$ (16, 20, 21). Сахалин, Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, 1982 г., № 6324, Пробатова, Рудыка.

¹ Звездочкой у вида отмечены новые данные для СССР, звездочкой у числа хромосом — новые числа.

² Прочитированные гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР, Владивосток, за исключением некоторых, особо отмеченных случаев.

³ Видовую принадлежность представителей *Astragalus*, *Hedysarum*, *Kummerowia*, *Melilotus*, *Vicia*, *Lespedeza davurica* и *Trifolium eximium* установила Н. С. Павлова.

⁴ В более ранней работе (Соколовская, 1968) этот образец был приведен под названием *A. oroboides*.

**Kummerowia stipulacea* (Maxim.) Makino (*Lespedeza stipulacea* Maxim.), $2n=20$. Приморский край, окр. г. Владивостока, обочина шоссе Владивосток—Хабаровск, у поворота на бухту Лазурную, 1983 г., № 6296, Пробатова, Рудыка. $2n=22$. Приморский край, окр. г. Владивостока в районе 28-го км, 1984 г., № 6499, Павлова.

**K. striata* (Thunb.) Schindl. (*Lespedeza striata* (Thunb.) Hook. et Arn.), $2n=22$. Приморский край, окр. г. Владивостока, в районе 28-го км, 1984, № 6498, Павлова.

**Lespedeza bicolor* Turcz., $2n=22$. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, южная часть, 1980 г., № 5732, Пробатова.

**L. davurica* (Laxm.) Schindl., $2n \approx 44$.⁵ Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Заречное, сопка Сенькина Шапка, 1986 г., № 6720, Пробатова, Рудыка (ЭР).

**L. juncea* (L. fil.) Pers. (*L. hedysaroides* (Pall.) Kitag.), $2n=20$. Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Андреевка, у оз. Утиное, 1979 г., № 5710, Пробатова, Рудыка.

Medicago lupulina L., $2n=16$. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, у пос. Старк, 1979 г., № 5502, Пробатова.

Melilotus officinalis (L.) Pall., $2n=16$. Приморский край, г. Владивосток, Академгородок, сорное, 1985 г., № 6706, Павлова.

M. suaveolens Ledeb., $2n=16$. Приморский край, Хорольский р-н, окраина пос. Хороль-3, 1984 г., № 6460, Пробатова, Рудыка.

**Sophora flavescens* Soland., $2n=18$. Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Андреевка, 1979 г., № 5606, Пробатова, Рудыка.

Trifolium arvense L., $2n=14$. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Путятина, у дороги за поселком рыбокомбината, 1982 г., № 6268, Пробатова, Рудыка.

T. eximium Steph. ex DC., $2n=16$.^{*} Амурская обл., берег р. Зея, 1984 г., № 6496, Павлова.

T. repens L., $2n=28$. Сахалин, Корсаковский р-н, 5 км к юго-востоку от пос. Озерск, турбаза «Маяк», 1980 г., № 5847, Пробатова.

Vicia amoena Fisch., $2n=14$.^{*} Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль, в 25 км от протоки Ухты, бухта Большая, 1981 г., № 5927, Пробатова, Соколовская.⁶

V. cracca L., $2n=14$. Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль, в 25 км от протоки Ухты, бухта Большая, 1981 г., № 5928, Пробатова, Соколовская.

V. japonica A. Gray (*V. heterophylla* Worosch.), $2n=14$.^{*} Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, 1984 г., № 6490, Гуларьянц (ЭР).⁷

**V. popovii* Nikiforova (*V. multicaulis* auct.), $2n=12$. Амурская обл., окр. пос. Чагоян, 1984 г., № 6516, Павлова.

**V. woroschilovii* N. S. Pavlova (*V. japonica* auct.), $2n=24$. Приморский край, окр. г. Владивостока, в районе ж.-д. платформы Садгород, 1984 г., № 6503, Павлова (ЭР); Владивосток, на склоне сопки в районе ул. Фадеева, 1984 г., № 6492, Павлова (ЭР).⁸

Ranunculaceae

Ranunculus chinensis Bunge, $2n=16$. Хабаровский край, правый берег р. Амур, в 30 км ниже г. Хабаровска, близ с. Воронеж, 1978 г., № 5028, Пробатова, Рудыка.

⁵ Образцы, у которых числа хромосом определила Э. Г. Рудыка, отмечены: ЭР в скобках.

⁶ Исследовано растение с ненормально развитыми метельчатыми (а не кистевидными) соцветиями.

⁷ Этот образец приведен ранее под названием *V. heterophylla* (Рудыка, 1986).

⁸ Образцы эти были ошибочно определены как *V. japonica* (Рудыка, 1986).

R. japonicus Thunb. (определила Е. В. Малаха), $2n=14$. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, п-ов Ликандера, 1978 г., № 4992, Пробатова. $2n=28$. Амурская обл., Желтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, долина р. Тынды, 1975 г., № 4005, Пробатова, Рудыка.

R. nivalis L. (определила Е. В. Малаха), $2n=56$. Камчатка, Карагинский р-н, окр. пос. Оссора, в 25 км к северо-западу, «Японская речка», 1965 г., № 143, Соколовская (ЛЕСВ).

R. propinquus С. А. Меу. (определила Е. В. Малаха), $2n=14$. Приморский край, Ханкайский р-н, окр. с. Новоселище, 1976 г., № 4503, Рудыка.

R. repens L., $2n=32$. Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. с. Мариинское, берег оз. Новицкое, 1978 г., № 5059, Пробатова, Рудыка; окр. пристани Богородское, 1978 г., № 5096, Пробатова, Рудыка; Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, бухта Пограничника, 1978 г., № 4994, Пробатова.

R. reptans L., $2n=32$. Хабаровский край, Ульчский р-н, окраина с. Мариинское, берег оз. Новицкое, 1978 г., № 5034, Пробатова, Рудыка.

R. stevenii Andr. (определила Е. В. Малаха), $2n=28$.* Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, окр. пос. Старк, 1978 г., № 4990, Пробатова.

R. ussuriensis Kom., $2n=16$. Хабаровский край, Хабаровский р-н, окр. с. Бычиха, Большехехцирский заповедник, 1985 г., № 6538, Мельникова.

Saxifragaceae

**Chrysosplenium kamtschaticum* Fisch.,⁹ $2n=24$. Камчатка, Елизовский р-н, пос. Начики, 1959 г., № 12, Соколовская (ЛЕСВ).

**Ch. ramosum* Maxim., $2n=12$. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская падь, ключ Мраморный, 1985 г., № 6568, Пробатова, Гулярьянц. $2n=24$. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Краснореченска, верховье ключа Белого, 1984 г., № 6395, Пробатова, Гулярьянц.

Mitella nuda L., $2n=14$.* Приморский край, г. Владивосток, природный лесопарк «Вторая речка», 1980 г., № 5687, Пробатова. $2n=28$. Приморский край, Сунутинский заповедник, 1962 г., № 183, Соколовская (VLA, ЛЕСВ).

Saxifraga cherlerioides D. Don, $2n=24$.* Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль, в 25 км от протоки Ухты, бухта Большая, 1981 г., № 5912, Пробатова, Соколовская.

S. funstonii (Small) Fedde, $2n \approx 80$. Камчатка, Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, скалы на выс. 800—900 м над ур. м., 1959 г., № 215, Соколовская (ЛЕСВ).¹⁰

**S. kruhsiana* Fisch. ex Ser., $2n \approx 26$. Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Ачай-Ваям, склон горы Плечевой, 1965 г., № 103, Соколовская (ЛЕСВ).¹¹

S. punctata L., $2n \approx 80$.¹² Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, 1965 г., № 7, Соколовская (ЛЕСВ).

ЛИТЕРАТУРА

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Alliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Roaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 10. С. 1426—1427. — Соколовская А. П.

⁹ Виды родов *Chrysosplenium* и *Saxifraga* проверил и уточнил С. С. Харкевич.

¹⁰ Этот образец в более ранней работе (Соколовская, 1963) был отнесен к *S. spinulosa* Adam.

¹¹ Этот образец ранее был приведен под названием *S. cherlerioides* (Соколовская, 1968).

¹² Уточнение числа хромосом у этого образца показало $2n \approx 80$ вместо приведенного в работе (Соколовская, 1968) числа $2n \approx 70$.

Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры п-ова Камчатка) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1963. № 3, вып. 15. С. 38—52. — *Соколова А. П.* Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли // Бот. журн. 1963. Т. 53, № 1. С. 99—105.

Ленинградский государственный
университет,
Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 IV 1988.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 561

СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ МЕЙЕН
(1935—1987)

N. S. SNIGIREVSKAYA, SERGEY VICTOROVICH MEYEN (1935—1987)

30 III 1988 г. исполнился год со дня трагической кончины Сергея Викторовича Мейена, одного из наиболее ярких ученых нашей страны, завоевавшего мировую известность.

Многочисленные труды С. В., подготовленные им в последние годы и неопубликованные при жизни, продолжают появляться в печати благодаря заботам его жены и личного секретаря М. А. Мейен (ныне сотрудника лаборатории палеофлористики Геологического ин-та АН СССР — ГИН), а также его учеников, в первую очередь А. В. Гоманькова, который с 1975 г. был ближайшим сотрудником С. В. Работы Гоманькова по флоре верхнетатарского яруса Русской платформы, а также в соавторстве с С. В. о татариновой флоре и пельтаспермовых хорошо известны палеоботаникам.

52 года жизни, 31 год научной и научно-организационной деятельности, около 300 публикаций — в среднем около 10 работ в год. Иногда их число доходило до 16 в год! И каждая публикация — это событие, которое не оставалось незамеченным, хотя было бы неверно утверждать, что все его идеи безоговорочно принимались отечественными и зарубежными палеоботаниками. Однако С. В., как, пожалуй, очень немногие ученые, умел индуцировать широкие дискуссии по многим кардинальным вопросам палеоботаники главным образом в области эволюции палеозойских растений, палеофлористики и стратиграфии позднего палеозоя. В итоге таких дискуссий углублялось и расширялось представление о тех или иных аспектах эволюции растительного мира на фоне глобальных геологических и климатических перестроек.

Свойственный С. В. широкий подход к оценке основных событий в эволюции растительного покрова Земли привлекал к нему многих ученых, не только палеоботаников и геологов, но также биологов и философов, интересующихся проблемами эволюции. Он щедро делился своими знаниями с начинающими учеными, многие из которых навсегда остались его горячими поклонниками и считают себя его учениками.

Окончив в 1953 г. школу с медалью, С. В. без экзаменов поступил в Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (МГУ) с определенным решением посвятить себя палеонтологии, которой он увлекся уже в школьные годы. Будучи школьником, он часто посещал Палеонтологический ин-т АН СССР (ПИН). Уже тогда С. В. начал писать работу «Происхождение жизни на Земле».

В 1954 г. после окончания 1-го курса он совершил первую экспедиционную поездку в Приуралье в составе отряда, возглавляемого Р. Ф. Геккером. В поле он впервые заинтересовался ископаемыми растениями, хотя поначалу больше увлекался карбоновыми брахиоподами.

Первая курсовая работа С. В., выполненная под руководством Т. А. Якубовской, была посвящена четвертичной флоре. Материалом для исследования

были его собственные сборы отпечатков растений в известковых туфах в окрестностях г. Звенигорода. Статью под названием «Флора четвертичных известковых туфов Европейской части СССР» он опубликовал в Бюллетене МОИП (Бюл. МОИП. 1956. Т. 61, № 3).

В 1956 г. по совету Якубовской С. В. обратился для продолжения палеоботанических исследований к М. Ф. Нейбург в ГИН, под влиянием которой он окончательно увлекся флорой палеозоя. Его дипломная работа была посвящена обработке кордаитов из верхнепермских отложений Тунгусского бассейна. Впервые в этой работе благодаря Нейбург он применил анатомический метод для их изучения.

Помню мою первую встречу с С. В. (тогда еще студентом МГУ) в ГИНе в 1956 г., куда я приехала в связи с началом моих исследований растительных остатков в угольных почках.

С. В. был очень вдохновлен своими первыми успехами в овладении методами шлифовки, резки и мацерации образцов ископаемых растений — кордаитовых и плауновидных, в том числе плевромейи. Подтверждением блестящего владения уже в ранние годы техникой препарирования и фотографирования фоссилий являются иллюстрации к работе Нейбург «*Pleuromeia Corda* из нижнетриасовых отложений Русской платформы» (1960). Многие препараты, в частности продольный срез спорофилла плевромейи с хорошо выраженными лигулой и остатком дистальной части спорофилла, изображенный на рис. 9 и 10 в табл. VI этой работы, были, как отмечала Нейбург (1960, с. 751), сделаны С. В.

Прекрасное владение техникой первичной обработки материала и собственноручное изготовление первоклассных рисунков и фотографий позволили С. В. в дальнейшем разбираться в деталях морфологии и анатомии древних голосеменных растений, в первую очередь кордаитовых и семенных папоротников, а также настоящих папоротников, хвощевидных и плауновидных, преимущественно ангарских. Его работы, посвященные систематике и филогении этих групп, являются образцами тщательности и глубины проработки фактического материала.

Высокое качество фотографий и оригинальных рисунков, выполняемых С. В., определили выразительность и ясность иллюстраций в его работах и очень содействовали успеху популяризации его идей не только в среде палеоботаников и геологов, но также среди широкой публики. Как известно, С. В. часто публиковал работы в научно-популярных изданиях.

Будучи студентом геологического факультета и занимаясь на кафедре палеонтологии, С. В. одновременно посещал лекции и практические занятия на биолого-почвенном факультете, в частности на кафедре высших растений. В дальнейшем это определило не только сферу его научных интересов на стыке геологии и биологии, но также биологический подход к исследованию и интерпретации данных об ископаемых растениях, что очень редко свойственно палеоботаникам с геологическим образованием.

Окончив МГУ в 1958 г., С. В. поступил на работу в ГИН в качестве лаборанта Нейбург, с которой он проработал до 1962 г. После неожиданной и трагической смерти Нейбург Мейен посвятил себя развитию начатого ею направления по детальному и всестороннему изучению карбоновых и пермских флор СССР в связи с программой стратиграфических исследований, проводимых под эгидой ГИН.



Уже с первых дней работы в ГИНе для формирования С. В. как палеоботаника-стратиграфа большое значение имело влияние В. В. Меннера, в тесном общении с которым С. В. находился на протяжении всех лет его пребывания в институте.

Первый этап в научной деятельности С. В. (с 1958 по 1970 гг.) был связан преимущественно с монографическим изучением кордаитовых Ангарской палеофлористической области. В 1964 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение)». Ему была присуждена степень кандидата геолого-минералогических наук. В 1966 г. по итогам диссертации вышла монография под тем же названием.

Одновременно С. В. занимался публикацией работ своего учителя — М. Ф. Нейбурга, в том числе 2 больших монографий: «Пермская флора Печорского бассейна. Ч. II. Членистостебельные» и «Ч. III. Кордаитовые, войновские, семена голосеменных неопределенного систематического положения» (Тр. ГИН. 1964, вып. 111; 1965, вып. 116).

В конце первого этапа С. В. более углубленно занялся проблемами палеофлористического районирования карбона и перми. В эти годы он опубликовал ряд важных работ по морфологии и систематике кордаитовых, хвойных и семенных папоротников, а также о связях между ангарскими и гондванскими флорами в позднем палеозое, например, «О некоторых общих вопросах систематики и эволюции хвойных в связи с открытием семезачатков у *Buriadia*» (Палеонтол. журн. 1968. № 4).

В 1969 г. С. В. защитил докторскую диссертацию на тему «Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии». В этой работе он сконцентрировал внимание на выяснении основных закономерностей развития флор карбона и перми в пределах огромной территории — самого большого континента Земли. На основании детального анализа палеогеографических условий, пространственной дифференциации флор и ревизии их видового состава С. В. разработал новую схему палеофлористического районирования для карбона и перми. Сравнительное исследование гондванских и ангарских флор позволило сделать вывод об их автохтонном развитии в течение позднего палеозоя. Свои представления о последовательности развития палеозойских флор С. В. использовал при построении флорогенетического древа, ветви которого показывают становление во времени палеофлористических областей и провинций. Основываясь на знании закономерностей этого процесса, он разработал основные принципы корреляции и стратиграфического расчленения континентальных отложений Сибири, Казахстана и Печорского Приуралья.

Логическим завершением этой работы было участие С. В. как автора всех разделов, связанных с флористикой и фитостратиграфией палеозоя, в книге «Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени» (М. 1970. 424 с.) в соавторстве с Е. Д. Заклинской, В. А. Вахрамеевым и И. А. Добрускиной. Этот важный труд является поистине настольной книгой палеоботаников и геологов, а также важным справочным пособием для лиц, интересующихся вопросами палеофлористического районирования, пространственной и климатической дифференциацией флор Евразии в палеозое и мезозое. В 1978 г. книга была переведена на немецкий язык и издана в ГДР издательством Густава Фишера (Йена).

В течение второго этапа в его научной деятельности, который, с моей точки зрения, начался в 1970 г. наряду с изучением систематики таких важных в стратиграфическом отношении групп, как хвощевидные, плауновидные и особенно семенные папоротники, С. В. много внимания уделял теоретическим проблемам палеоботаники, стратиграфии, а также эволюционной теории, в частности значению олигомеризации и полимеризации в эволюции высших растений и другим вопросам. В этот период он опубликовал ряд работ по морфологии,

систематике и эволюции в ряде международных журналов — *Palaeontographica*, *Palaeobotanist*, *Review of Palaeobotany* а. *Palynology*.

В 1974 г. вышла в свет важная работа С. В. «Введение в теорию стратиграфии» (ВИНИТИ. Деп. рук.). Очень много в те годы он сделал для уточнения флито-стратиграфических границ карбона и перми на территории СССР, опубликовав целую серию статей, например «Проблемы стратиграфии карбона и некоторые пути их решения» (Сов. геология. 1976. № 8).

В конце 60-х — начале 70-х годов большое влияние на теоретические воззрения С. В. оказало знакомство с А. А. Любищевым, страстным поклонником которого он оставался до последних дней. С. В. опубликовал ряд интересных, вызвавших дискуссии работ, таких как «О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции» (Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 3), «Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева» (Вестн. АН СССР. 1977. № 10), «Вклад А. А. Любищева в теоретическую биологию» (Докл. МОИП. Общ. биол. 1979).

В те же годы С. В. увлекся методологическими вопросами геологии и биологии, в частности проблемами классификации. Он предложил термин «мерономия», занимаясь теорией классификации частей целого и процедурой расчленения организмов (или других объектов) по морфологическим, физиологическим и экологическим признакам, а также последующей классификацией полученных компонентов — меронов, в качестве которых, по его мнению, могли быть орган, ткань, клетка, физиологическая функция, экосистемные отношения и пр. В те годы С. В. опубликовал ряд статей, например «Методологические аспекты теории классификации» (в соавторстве с Ю. А. Шрейдером. Вопр. философии. 1976. № 12), «Таксономия и мерономия» (Сб.: Вопр. методол. в геол. науках. Киев, 1977), «Классификация эволюционных теорий» (Сб.: Методол. и теорет. аспекты биологии. Петрозаводск, 1977), «Основные аспекты типологии организмов» (Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 4), «Проблемы редукционизма в биологии» (Сб.: Диалектика в природе и научн. познании. М., 1978).

Начало третьего этапа в 1980 г., который я бы назвала «Подведение итогов», ознаменовалось синтезом знаний об ископаемых флорах прошлого. Достаточно вспомнить нижеперечисленные работы С. В., чтобы понять, что интуитивно он как бы подводил итоги пройденного им творческого пути: «Палеофлористика палеозоя. Проблемы систематики растительных остатков» (Сб.: Стратигр. в исследованиях ГИН АН СССР. М., 1980), «Some true and alleged Permotriassic conifers of Siberia and Russian Platform and their alliance» (*Palaeobotanist*. 1981. Vol. 28—29), «Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным)» (Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 3), «Ревизия индийских видов *Glossopteris*» (Палеонтол. журн. 1982. № 1), «Сравнение принципов систематики современных и ископаемых организмов» (Сб.: Математика и ЭВМ в палеонтологии. Кишинев, 1983), «Происхождение главных групп высших растений» (Сб.: Актуальные проблемы биол. науки. М., 1984), «Принципы исторических реконструкций в биологии» (Сб.: Системность и эволюция». М., 1984, «Структура теоретической стратиграфии» (Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 11), «Флорогенез и эволюция» (Природа. 1986. № 11), «География макроэволюции у высших растений» (Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3).

Важным событием в истории отечественной и мировой палеоботаники был выход в свет в 1987 г. книги С. В. «Основы палеоботаники», одновременно в более полном объеме изданной в Англии (*Fundamentals of palaeobotany*. 1987). Как известно, учебные и справочные пособия по палеоботанике на русском языке были изданы в 1956 («Высшие растения» А. Л. Тахтаджяна), в 1957 («Палеоботаника» А. Н. Криштофовича) и в 1963 гг. («Основы палеонтологии»).

За прошедшие четверть века было накоплено много новых данных, имели место важные открытия, которые позволили ревизовать не только многие группы ископаемых растений, например археоптерисовых, семенных папорот-

ников, в первую очередь каллистофитоновых, пельтаспермовых, лептостробо-вых (=чекановских), но и некоторые ископаемые флоры, такие как ранне-каменноугольные и пермские флоры Ангарида.

«Основы палеоботаники» — важное справочное пособие, которым уже широко пользуются не только палеоботаники и геологи, но также студенты геологических и ботанических кафедр университетов и педагогических вузов. Поскольку С. В. занимался в основном флорами палеозоя, то определенный акцент в книге сделан на более близкие ему проблемы палеофлористики этого времени и таксономию древних групп высших растений. Кайнозойские флоры написаны М. А. Ахметьевым.

Особо следует сказать о роли С. В. в популяризации палеоботанических знаний среди широких слоев населения — читателей многих ведущих научно-популярных журналов страны, таких как «Природа», «Знание — сила», «Техника — молодежи», «Химия и жизнь». Трижды — в 1971, 1979 и 1987 гг. — С. В. был лауреатом журнала «Знание — сила», в № 12 которого за 1987 г. была опубликована вскоре после его смерти статья «Кто первый бросит камень». Эта статья сопровождается предисловием Ю. А. Шрейдера о жизни и творчестве С. В. и рядом его фотографий. С. В. опубликованы 3 небольшие, но увлекательно написанные научно-популярные книжки: «Из истории растительных династий» (1974), «Листья на камне» (1972) и «Следы трав индейских» (1981). Научно-популярные книги С. В. с интересом читались широкой публикой, их ждали, быстро раскупали, спрашивали автора о дальнейших планах.

Очень велика роль С. В. как организатора научных и методических заседаний всесоюзного масштаба по палеоботанике, которые проходили в ГИНе или в тех или иных геологических учреждениях страны. Он консультировал по вопросам палеоботаники и стратиграфии многих молодых ученых — палеоботаников и геологов, работающих в разных городах СССР, а также геологов-практиков. Он был научным руководителем многих аспирантов и соискателей, большинство из которых были участниками Мемориальных чтений, проведенных в ГИНе в связи с годовщиной со дня кончины С. В.

На протяжении многих лет (с 1971 г.) С. В. читал лекции по палеоботанике на факультете повышения квалификации в Московском государственном педагогическом ин-те, выступал с лекциями в МГУ и Московском геолого-разведочном ин-те.

В порядке международного сотрудничества с разными странами (Англией, Францией, Испанией, Индией и др.) С. В. работал совместно с зарубежными учеными над проблемами систематики древних растений и флористики палеозоя. Он был научным руководителем с советской стороны многолетней темы, осуществляемой в порядке двустороннего сотрудничества с Францией по проблеме флористического районирования в геологическом прошлом. В состав участников этой темы входили и продолжают входить многие палеоботаники страны, включая и автора настоящей статьи.

Результатом международного сотрудничества явились следующие публикации С. В., в частности совместные с зарубежными палеоботаниками: в соавторстве с W. G. Chaloner «Carboniferous and Permian floras of the Northern continents» (In: A. Hallam. Atlas of Palaeobiogeography. 1973); совместно с H. K. Maheshwari «*Cladostrobus* and systematics of cordaitan leaves» (Lethaia. 1975. Vol. 8); с B. A. Thomas «A reappraisal of the Lower Carboniferous lepidophyte *Eskdalia* Kidston» (Palaeontology. 1984. Vol. 27); «A system of form-genera for the Upper Palaeozoic lepidophyte stems represented by compression-impression material» (Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. Vol. 41); *Tunguskadendron borkii*: gen. et sp. nov., a new Angaran lepidophyte» (Palaeontographica. 1984. Abt. B. Bd 193. Lfg. 5, 6).

В 1984 г. первый номер 50-го тома международного журнала *Botanical Review*, издаваемый в США под редакцией А. Кронквиста, был целиком представлен С. В. для публикации на английском языке его работы «Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by in fossil record», некоторые положения которой были отражены в его статье «Органы размножения голосеменных и их эволюция» (Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 3) и в докладе на 27-м Международном геологическом конгрессе в Москве в 1984 г. В этой работе С. В. предложил оригинальную систему морфологических понятий для описания женских и мужских репродуктивных органов голосеменных на основе их филогенетических преобразований, а также новую филогенетическую систему голосеменных. Особенно мне представляется интересной его интерпретация рода *Ginkgo* как дошедшего до нас семенного папоротника, «живого ископаемого», древние связи которого он усматривал в раннем карбоне. С. В. считал, что в филогении голосеменных есть все основания для выделения основной линии с «платиспермическими» безкупульными семенами, которая в его схеме представлена классом *Ginkgoopsida* с порядками *Calamopityales*, *Callistophytales*, *Peltaspermales*, *Ginkgoales*, *Leptostrobales* (= *Czekanowskiales*), *Caytoniales*.

Рассматривая распределение филогенетических ветвей голосеменных в системе фитохорионов прошлых геологических эпох, С. В. считал, что «основные эволюционные преобразования происходили в экваториальном поясе и прилегающих к нему экотонах» (Bot. Rev. 1984. Vol. 50, № 11. P. 3). Эту мысль он продолжал развивать и в последующих публикациях, например, в уже вышеупомянутой статье «Флорогенез и эволюция».

Широкий подход к оценке основных событий в эволюции растительного мира и способность к широким экстраполяциям закономерностей, вскрытых им в развитии раннекаменноугольных и пермских флор Ангарида, которые были главным объектом его научных разработок, на другие эпохи в развитии растительного покрова Земли, позволили ему выдвинуть идею «экваториального фитоспреди́нга» (по аналогии со спреди́нгом — расширением океанического дна при передвижении литосферных плит), т. е. миграции новых форм, первоначально возникших в условиях «экваториального пояса и прилегающих к нему районов» в умеренные широты («Флорогенез и эволюция». Природа. 1986. № 11. С. 56). Отмечая то, что идеи относительно главенствующей роли тропиков в эволюции растительного мира не являются новыми, он распространил их на флоры прошлых геологических эпох, в частности на палеозой, и пришел к выводу, что «тропики можно считать колыбелью принципиально новых форм» (там же, с. 54). По его мнению, «сибирская флора конца палеозоя сложена растениями, которые по уровню продвинутости отвечают гораздо более древним экваториальным растениям» (там же, с. 54).

Работа С. В., опубликованная в «*Botanical Review*», вызвала не только большой интерес у палеоботаников, но также привела к широкой дискуссии по ряду проблем, материалы которой также опубликованы на страницах этого журнала (Bot. Rev. 1985. Vol. 51, N 3; 1986. Vol. 52, N 3).

Очередная работа С. В. «География макроэволюции у высших растений» (Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3) вышла в свет уже после его кончины. В этой работе С. В. продолжал развивать высказанные им ранее мысли о значении тропиков в эволюции высших растений. В резюме к статье он писал: «Почти все надродовые таксоны высших споровых и голосеменных растений появляются в экваториальном поясе на более низком стратиграфическом уровне, чем за его пределами, и, следовательно, имеют экваториальное происхождение. География современного эндемизма указывает на экваториальное происхождение подавляющего большинства надродовых таксонов покрытосеменных. Из экваториального пояса образующиеся надродовые таксоны мигрируют в более высокие широты во времена потеплений (фитоспреди́нг). Большая эффектив-

ность надродовой эволюции в экваториальном поясе связана с ослаблением абиотического отбора, что подтверждается правилом ван Стеениса (тератологическим признакам растений умеренных зон соответствуют нормальные таксономические признаки растений тропиков). Селективно нейтральные салтации сыграли решающую роль в эволюции ряда групп высших растений» (с. 291).

В конце 1987 г. была депонирована в ВИНТИ рукопись С. В. «Общая палеоботаника» объемом в 201 с., которая является своего рода приложением к «Основам палеоботаники».

В настоящее время М. А. Мейен совместно с А. В. Гоманьковым и И. А. Игнатьевым (также ученик С. В., научный сотрудник лаборатории палеофлористики ГИН, автор статьи «Сергей Викторович Мейен». Бюл. МОИП. 1987. Т. 62. Вып. 4) занимается подготовкой к печати как неопубликованных работ С. В., так и тематических сборников, составленных из работ, вышедших в разные годы.

Среди вновь подготовленных к печати работ следует прежде всего назвать «Проблемы теоретической стратиграфии». Книга содержит следующие разделы: Биографический очерк. Введение в теорию стратиграфии. От общей к теоретической стратиграфии. Геоисторическая периодизация и геохронологическая шкала. Концепция гомотаксиса и ее значение в геохронологии. Проблема геохронологических границ. Палеоэкосистемный подход. Специфика историзма и логика познания в геологии. Структура теоретической стратиграфии. Литература. Указатель авторов. Список опубликованных трудов С. В. Мейена. Два сборника статей С. В. с предположительными названиями «Растения прошлого и теория эволюции» и «Теоретические проблемы палеоботаники» находятся в процессе подготовки к публикации. Палеоботаники и геологи страны с интересом ждут выхода в свет трудов С. В.

Научное наследие С. В. получило высокую оценку у современников. Свидетельства этому — избрание его в 70-е годы генеральным секретарем VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона, который проходил в Москве в 1975 г., вице-президентом и региональным представителем Международной организации палеоботаников (International Organization of Palaeobotany — IOP), а также членом редколлегий международных журналов — «Palaeontographica», «Biological Memoires», «Palaeobotanist», отечественного Журнала общей биологии, членом Межведомственного стратиграфического комитета СССР, а также ряда международных комиссий по стратиграфии карбона и перми, номенклатуре ископаемых растений и др. На протяжении многих лет С. В. был одним из наиболее активных членов Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» и председателем входящей в его состав Комиссии по высшим растениям, а также с 1975 г. — членом совета МОИП. Выражением высокой оценки вклада С. В. в науку и внедрения данных по изучению флоры и стратиграфии позднего палеозоя в практику геолого-съемочных работ было награждение его в 1986 г. орденом «Знак Почета».

Однако самым убедительным было признание заслуг С. В., продемонстрированное на Чтениях, посвященных его памяти по случаю годовщины со дня его смерти (6—8 IV 1988 г., Москва). Чтения были организованы Сектором стратиграфии ГИН и Палеонтологической секцией МОИП. Программа чтений, в рамках которых состоялось 5 заседаний, ярко и убедительно продемонстрировала тот вклад, который сделан С. В. не только в палеоботанику и стратиграфию, но и в другие разделы науки.

Чтения были открыты 3 докладами: В. А. Крашенинникова (вступительное слово от Сектора стратиграфии ГИН), В. В. Меннера (вступительное слово от Палеонтологической секции МОИП) и А. В. Гоманькова (об основных этапах научной деятельности С. В.). В программе Чтений было 4 раздела: проблемы методологии и этики в естественных науках; общие проблемы стратиграфии;

морфология, систематика и эволюция древних растений; стратиграфия и палеофлористика. Было прочитано около 50 докладов.

В серии выступлений по проблемам методологии и этики в естественных науках было продемонстрировано признание заслуг С. В. в дальнейшем развитии теории познания в применении к области биологии. Высоко была оценена работа С. В. «О редукционизме». Неоднократно в докладах разные ученые возвращались к так называемому «принципу сочувствия Мейена», сформулированному им в одной из статей под этим же названием, опубликованной в 1977 г. в сборнике «Пути в неизвестное». Основное внимание в докладах палеонтологов и геологов было уделено общим вопросам генезиса, корреляции и стратиграфии континентальных отложений, флорам и таксонам преимущественно карбона и перми, а также, правда в меньшей степени, мезозоя и кайнозоя. Освещая научные аспекты той или иной проблемы, большинство докладчиков отмечали большой вклад С. В. в палеоботанику и стратиграфию, его огромную эрудицию, умение подчинить любые новые данные задаче их концептуализации в соответствии с его научными позициями. По общему мнению, С. В. является достойным подражания примером самоотверженного служения науке, которой он отдал свою непродолжительную жизнь.

Сергей Викторович был большим оптимистом, любил жизнь и до последних дней верил в нее. Он мечтал о выздоровлении и строил большие планы на будущее. Многочисленные труды Сергея Викторовича, ушедшего от нас в расцвете творческих сил, являются достойным памятником яркому и многогранному таланту ученого.

Н. С. Снигиревская.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 VI 1988.

ВНИМАНИЮ ЧЛЕНОВ ВБО

СПРАВКА НА КАНДИДАТА В НАРОДНЫЕ ДЕПУТАТЫ СССР
Л. А. КУЗНЕЦОВА

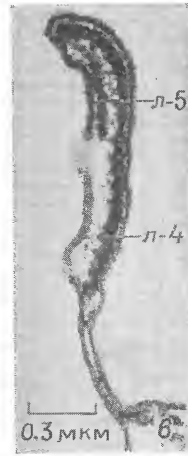
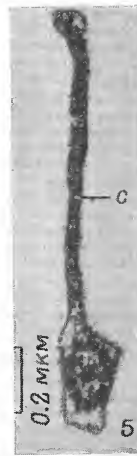
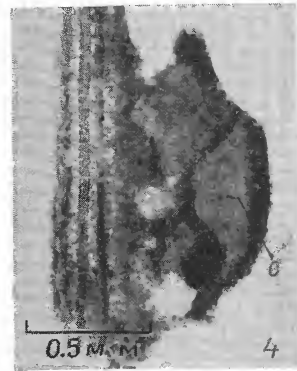
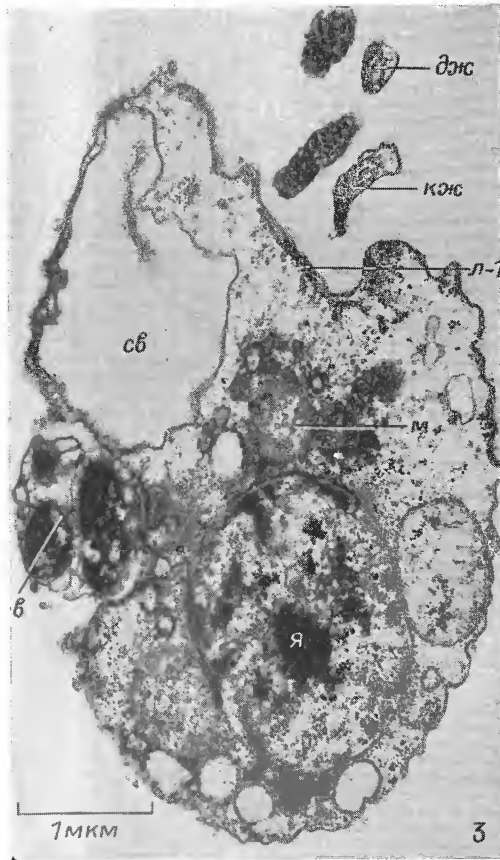
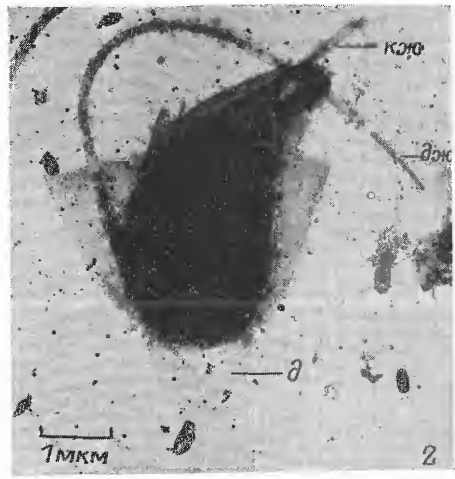
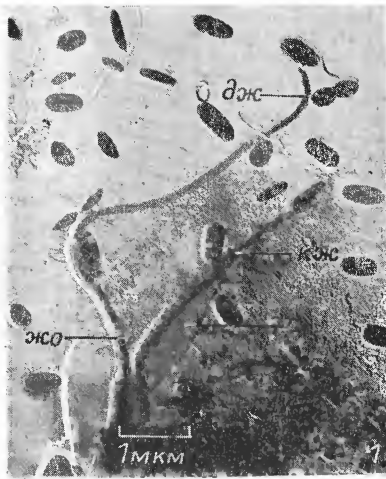
Лев Александрович КУЗНЕЦОВ —

старший преподаватель кафедры ботаники ЛГПИ им. А. И. Герцена — выдвинут Президиумом Всесоюзного ботанического общества кандидатом в народные депутаты СССР. 19 января 1989 г. он избран кандидатом в народные депутаты СССР на Конференции научных обществ и ассоциаций Академии наук СССР.

Президиум ВБО просит отделения и республиканские общества поддержать кандидатуру Л. А. Кузнецова!

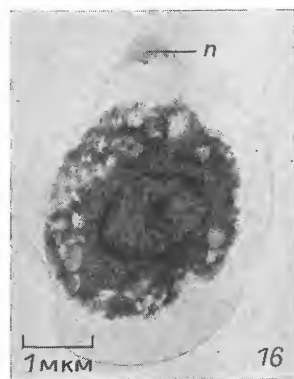
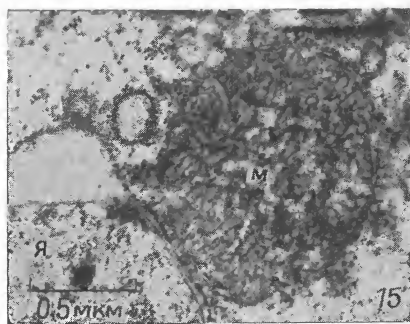
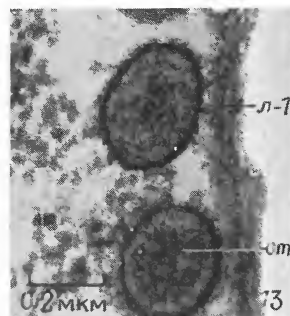
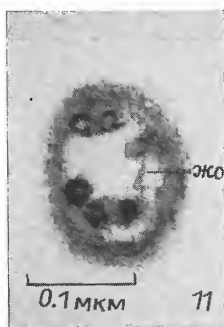
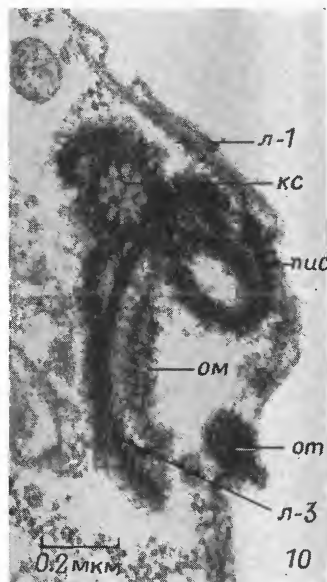
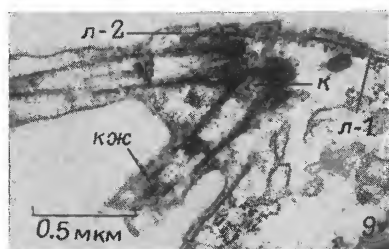
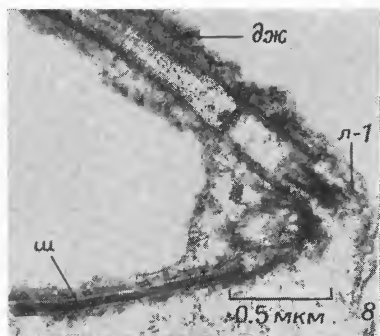
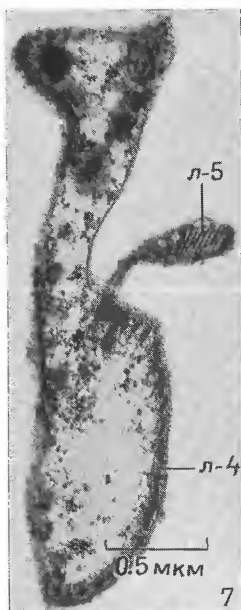
31 января с. г. состоялась первая встреча кандидата в депутаты с ботанической общественностью Ленинграда, на которой Л. А. Кузнецов рассказал об экологическом разделе своей предвыборной платформы. Необходимость экологического обоснования любых социально-экономических программ была проиллюстрирована кандидатом на примере проблемы Арала и Приаралья, изучением которой он занимается много лет. Недавно Л. А. Кузнецов принимал участие в научно-публицистической экспедиции «Арал-88».

Участники встречи дали свои наказы кандидату в народные депутаты СССР.



Тонкое строение *Histiona aroides*.

1, 2 — верхний конец и общий вид клетки, 3 — продольный срез клетки, 4, 5 — продольный и поперечный срезы короткого жгутика, 6 — поперечный срез «паруса», 7 — срез верхней части выроста тела клетки, 8—10 — расположение жгутиков и кинетосом, 11 — поперечный срез проксимальной части жгутиковидного отростка, 12 — цитостомальные ленты микротрубочек, 13 — расположение осмиофильных тел, 14 — дискоболоцита, 15 — митохондрия и участок ядра, 16 — циста. б — домик, джс — длинный жгутик, дж — дискоболоцита, жсо — жгутиковидный отросток, к — кинетосома, кжс — короткий жгутик, кс — колесовидная структура, л-1 и л-2 — кортикальные ленты микротрубочек, л-3, л-4 и л-5 — цитостомальные



ленты микротрубочек, м — митохондрия, ом — осмнотфильный материал, от — осмнотфильное тело, п — пробочка, пв — пищеварительная вакуоль, пис — поперечно исчерченная структура, с — складка короткого жгутика, св — сократительная вакуоль, ш — шпора, я — ядро.

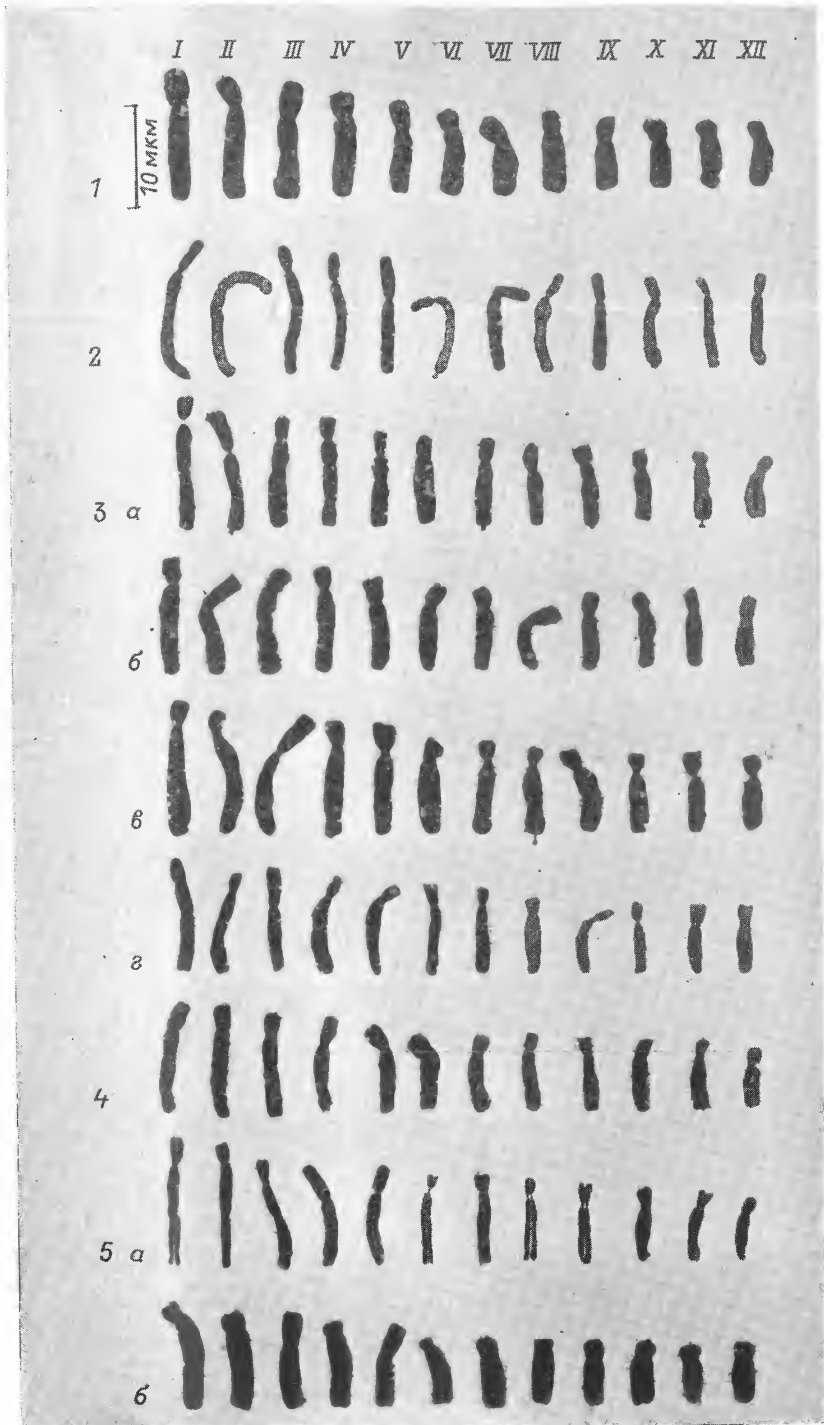


Рис. 1. Гаплоидные наборы хромосом 5 кавказских видов рода *Tulipa*.

1 — *T. julia*; 2 — *T. schmidtii*; 3а—г — *T. eichleri*; 4 — *T. polychroma*; 5а, б — *T. biebersteiniana*.

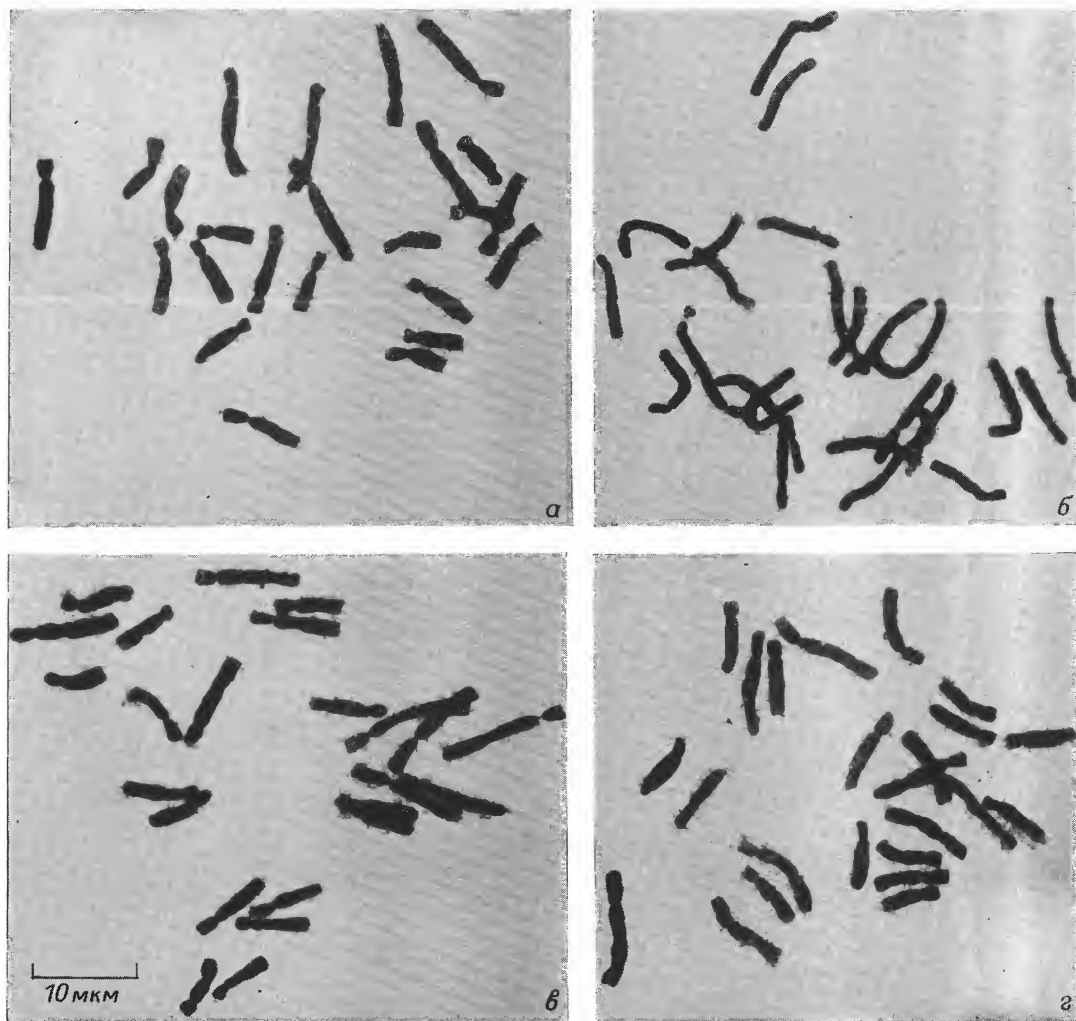


Рис. 2. Метафазные пластинки кавказских видов рода *Tulipa*.

а — *T. julia*, б — *T. schmidtii*, в — *T. eichleri*, г — *T. polychroma*.

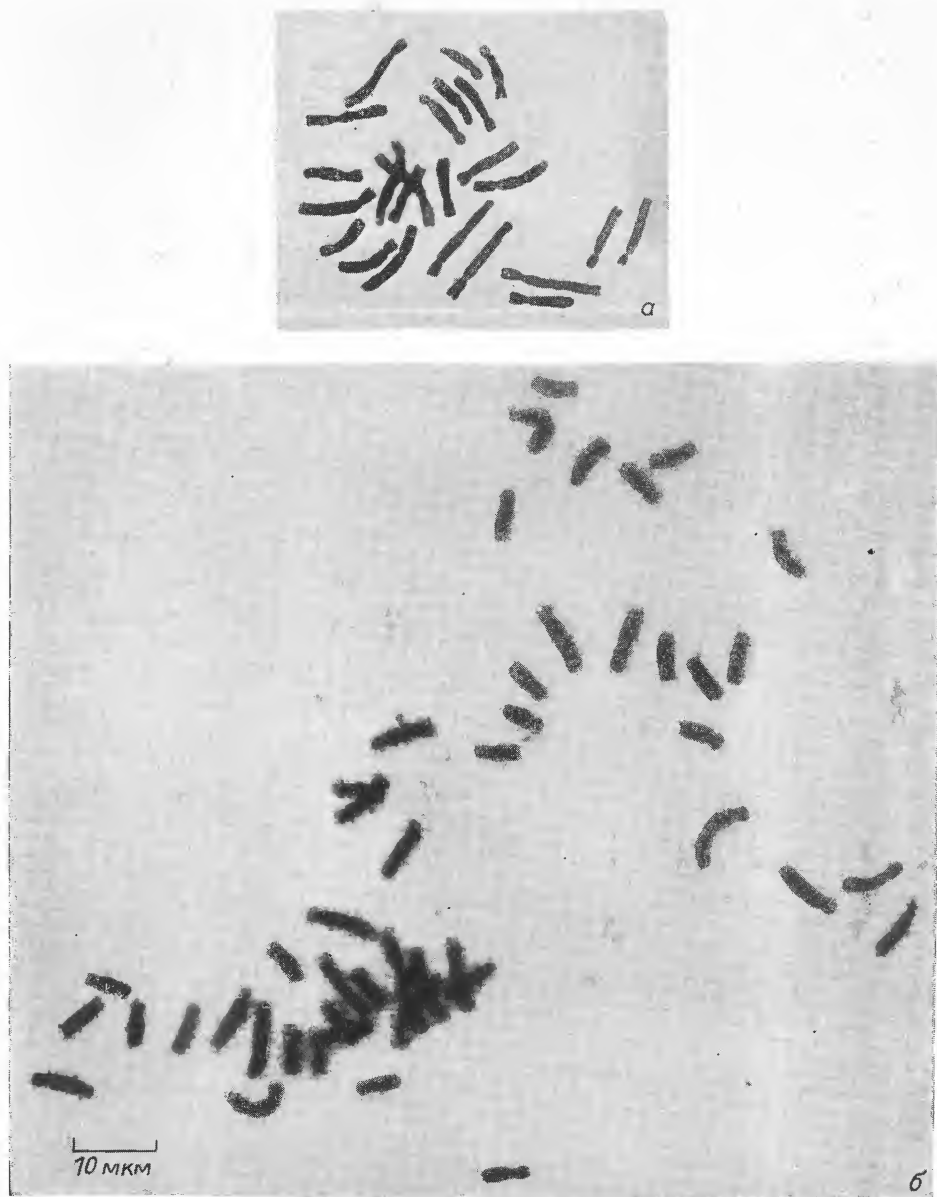


Рис. 3. Метафазные пластинки диплоидной (а) и тетраплоидной (б) формы *T. biebersteiniana*.

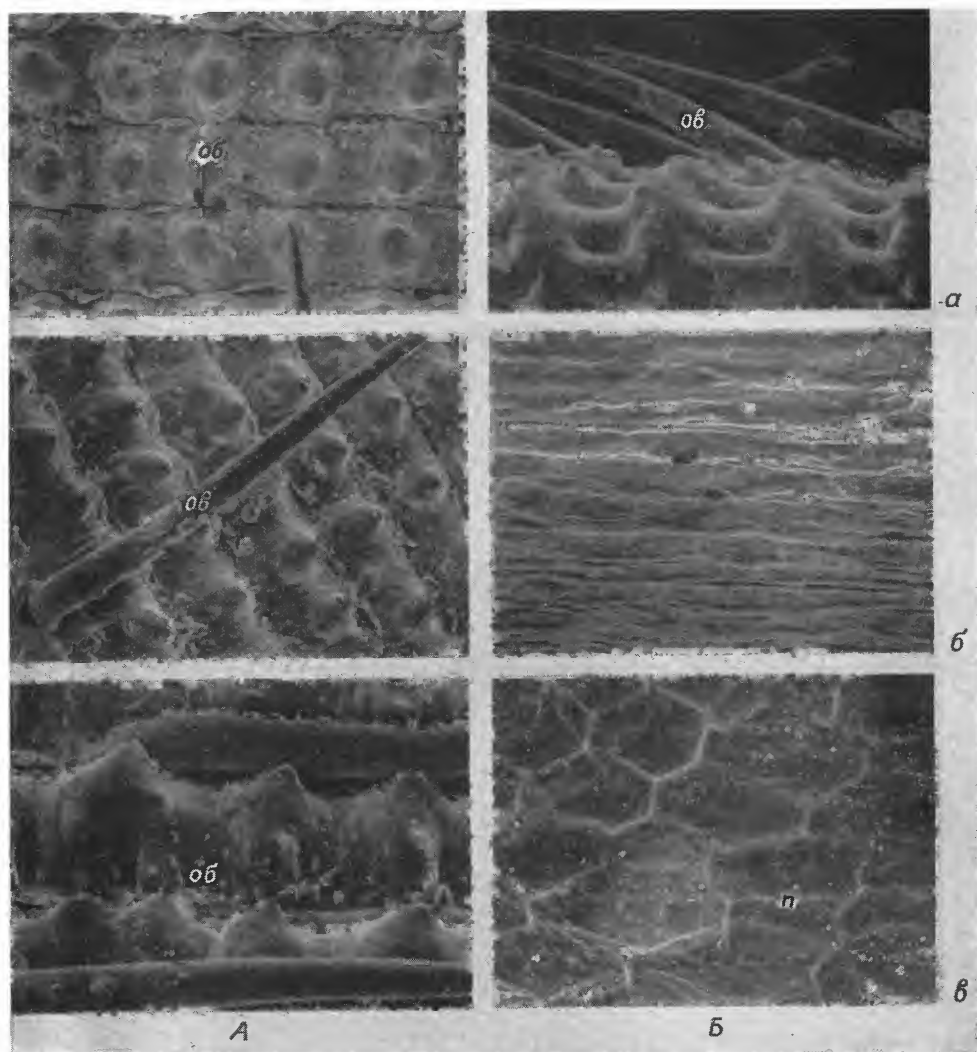


Таблица. Абаксальная (наружная) поверхность средней части нижней цветковой чешуи (А) под сканирующим электронным микроскопом ($\times 200, 400$); нижняя цветковая чешуя (Б); ов — одноклеточный волосок, об — кремнеземные бугорки, п — поры, мб — микробугорки. а — край наружной поверхности, б — адаксимальная (внутренняя), поверхность над жилкой, в — средняя часть внутренней поверхности.

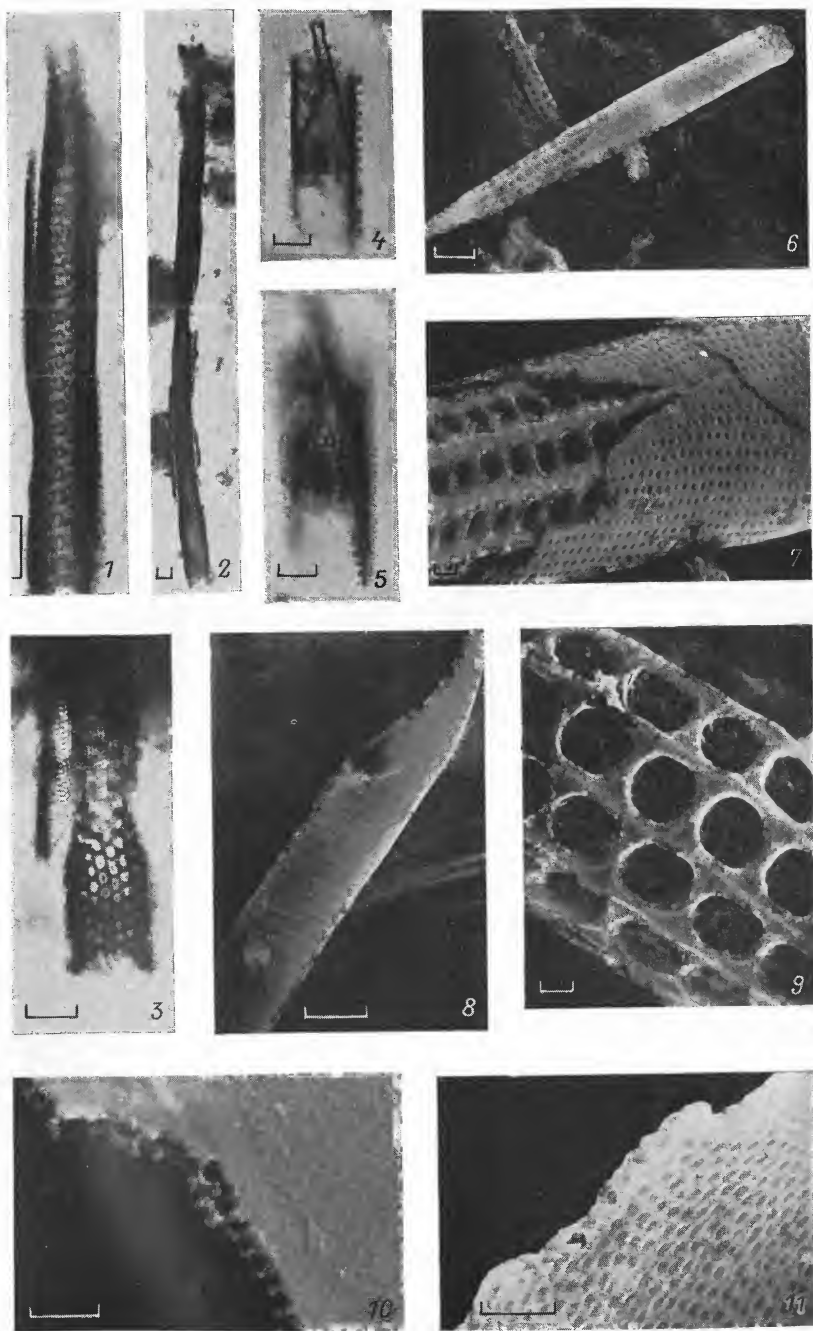


Таблица I

1, 2, 9 — *Pyxilla gracilis* var. *saratoviana*: 1 — поясковые ободки вегетативной клетки на поверхности споры, 2 — соединение створок спор и остатки поясковых ободков вегетативной клетки, 9 — строение ареол. 1, 2 — Тасманово море, олигоцен; 9 — Казахстан, эоцен. 3 — *P. prolongata* — остатки поясковых ободков на поверхности споры, Тасманово море, олигоцен. 4, 5 — *P. johnsoniana* — створки внутри трубки из поясковых ободков вегетативной клетки, Тасманово море, олигоцен. 6, 7 — *P. gracilis* var. *gracilis* — споры внутри трубки из поясковых ободков вегетативной клетки, Казахстан, эоцен. 8, 10, 11 — *Rhizosolenia alata*: 8 — створка и поясковые ободки, 10, 11 — структура ободков (10 — наружная поверхность, 11 — внутренняя поверхность, Антарктика, море Дейвиса, прибрежный планктон, современный). Масштаб: 1—6, 8—10 мкм; 7, 9, 11 — 1 мкм. 1—5 — СМ; 6—11 — СЭМ.

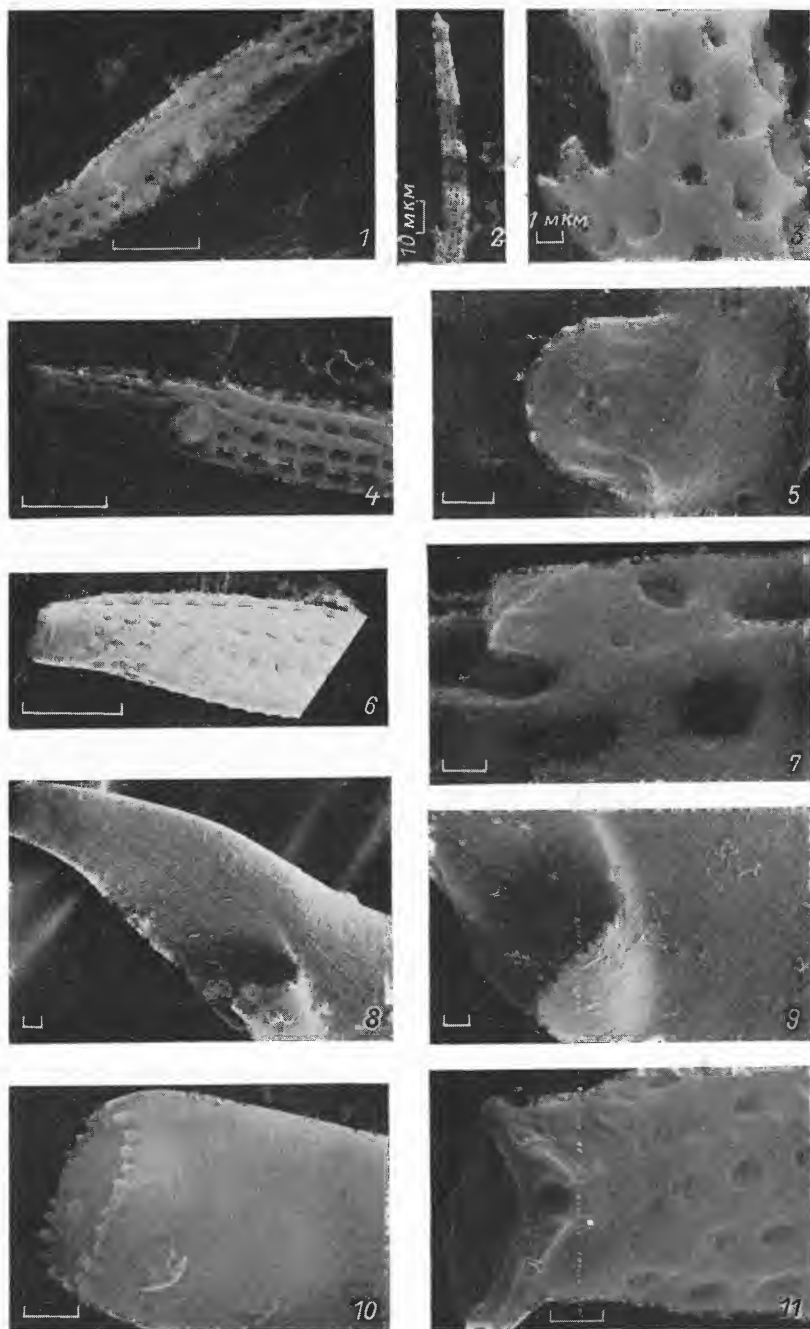


Таблица II

1—3 — *Pyxilla prolongata*: 1 — соединение створок, 2 — клювовидно оттянутая вершина, 3 — выступ (зубец). 1 — Тасманово море, олигоцен; 2, 3 — Фолклендское плато, олигоцен. 4, 5, 7, 11 — *Pyxilla gracilis* var. *gracilis*: 4, 11 — вершина створки; 5, 7 — углубление и выступ (зубец), Казахстан, эоцен. 6 — *Pyxilla gracilis* var. *saratoviana* — вершина створки, Норвежское море, эоцен. 8—10 — *Rhizosolenia alata* — клювовидно оттянутая вершина; 9 — углубление и выступ; 10 — плоская вершина с зубчиками, Антарктика, море Дейвиса, прибрежный планктон, современный. Масштаб: 1, 2, 4, 6 — 10 мкм; 3, 5, 7—11 — 1 мкм; 1—11 — СЭМ.

CONTENTS

	Page
Vishnyakova M. A. Structural and functional principles of self-incompatibility in flowering plants	137
Kuznetsov O. L. Analysis of the Karelian mire flora	153
Zaslavskaya T. M., Petrovsky V. V. On the flora of the northern spurs of the Anyuysky mountain range (West Chuckotka)	168
COMMUNICATIONS	184
Mylnikov A. P. The fine structure and systematic position of <i>Histiona aroides</i> (Bicoceales)	184
Grushin A. A., Ivakin A. P. Systematic position of <i>Malus niedzwetzkyana</i> (Rosaceae) based on isoperoxidases investigation	189
Danelia I. M. On karyosystematics of some Caucasian representatives of the genus <i>Tulipa</i> (Liliaceae)	193
Petrova L. R., Lyakhovkin A. G. Anatomical and morphological features of the green parts of inflorescence in <i>Oryza sativa</i> (Poaceae)	200
Kabirov R. R. Soil algae of iron-ore dumps of the Southern Urals	208
Kuzyakhmetov G. G. The distribution of algae in phytogenic field of <i>Festuca valesiaca</i> (Poaceae)	216
Gannibal B. K., Lovelius N. V., Khalimov A. Dynamics of <i>Juglans regia</i> (Juglandaceae) growth increment in the Western Darvaz	227
Petrovsky V. V., Plieva T. V. Plant communities with <i>Caragana jubata</i> (Fabaceae) in the Northern Yakutia	233
Kostylev A. V., Tkachenko V. S. Shrub vegetation of the North-Western Black Sea region	239
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	247
Strelnikova N. I., Nikolayev V. A. New data on morphology and systematic position of the genus <i>Pyzilla</i> (Bacillariophyta)	247
FLORISTIC FINDINGS	250
Kossovich E. I. Finding of <i>Tomenthypnum falcifolium</i> (Brachytheciaceae) — a new species for Eurasian bryoflora	250
Lyakhova I. G. Floristic findings near hot spring in the North Baikal region	254
Gubanov I. A., Kamelin R. V., Budantsev A. L., Ganbold E., Darijmaa Sh. New findings in the flora of the Eastern Mongolia	255
CHROMOSOME NUMBERS	268
Sokolovskaya A. P., Probatova N. S., Rudyka E. G. Chromosome numbers in some species of the flora of the Soviet Far East from the families <i>Actinidiaceae</i> , <i>Aristolochiaceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Ranunculaceae</i> , <i>Saxifragaceae</i>	268
OBITUARIES	272
Snigirevskaya N. S. Sergey Victorovich Meyen (1935—1987)	272

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений	137
Кузнецов О. Л. Анализ флоры болот Карелии	153
Заславская Т. М., Петровский В. В. К флоре северных отрогов Аннойского хребта (Западная Чукотка)	168
СООБЩЕНИЯ	184
Мыльников А. П. Тонкое строение и систематическое положение <i>Histiona aroides</i> (Bicoecales).	184
Грушин А. А., Ивакин А. П. Систематическое положение <i>Malus niedzwetzkyana</i> (Rosaceae) по данным изучения изопероксидаз	189
Данелия И. М. К карносистематике некоторых кавказских представителей рода <i>Tulipa</i> (Liliaceae)	193
Петрова Л. Р., Ляховкин А. Г. Анатомо-морфологические особенности зеленых частей соцветия <i>Oryza sativa</i> (Poaceae)	200
Кабилов Р. Р. Почвенные водоросли железнорудных отвалов Южного Урала	208
Кузьяметов Г. Г. Распределение водорослей в фитогенном поле <i>Festuca valesiaca</i> (Poaceae)	216
Ганибал Б. К., Ловелиус Н. В., Халимов А. Динамика радиального прироста <i>Juglans regia</i> (Juglandaceae) в Западном Дарвазе (Таджикистан)	227
Петровский В. В., Плиева Т. В. Растительные сообщества с <i>Caragana jubata</i> (Fabaceae) на севере Якутии	233
Костылев А. В., Ткаченко В. С. Кустарниковая растительность северо-западного Причерноморья	239
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	247
Стрельникова Н. И., Николаев В. А. Новые данные по морфологии и систематическому положению рода <i>Pyxilla</i> (Bacillariophyta)	247
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	250
Косович Е. И. Находка <i>Tomenthypnum falcifolium</i> (Brachytheciaceae) — нового для брйофлоры Евразии вида	250
Ляхова И. Г. Флористические находки близ термального источника в северном Прибайкалье	254
Губанов И. А., Камелин Р. В., Буданцев А. Л., Гайболд Э., Дариймаа Ш. Новинки флоры Восточной Монголии	255
ЧИСЛА ХРОМОСОМ	268
Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств Actinidiaceae, Aristolochiaceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae	268
ПОТЕРИ НАУКИ	272
Снигиревская Н. С. Сергей Викторович Мейен (1935—1987)	272